

**LE NÉMATODE À KYSTE DU SOJA (*HETERODERA GLYCINES*) : ENJEUX DES CHANGEMENTS
CLIMATIQUES SUR SA DISTRIBUTION, SA REPRODUCTION ET SUR LES PROBABILITÉS DE
SYNCHRONISME AVEC LE SOJA (*GLYCINES MAX*) AU QUÉBEC.**

Par

Anne-Frédérique Gendron St-Marseille

Essai de double diplôme présenté au Département de biologie et au
Centre universitaire de formation en environnement en vue de l'obtention des grades
de maître en écologie internationale et de maître en environnement

Sous la direction de Mme Fanie Pelletier
et de M. Benjamin Mimee

MAÎTRISE EN BIOLOGIE

Cheminement de type cours en écologie internationale

MAÎTRISE EN ENVIRONNEMENT

Cheminement de type cours en gestion de l'environnement

UNIVERSITÉ DE SHERBROOKE

Septembre 2013

Sommaire

De nos jours, à travers le monde, on assiste à la progression des monocultures. D'une part, ces monocultures rapportent beaucoup d'argent à l'état et offrent la possibilité de réduire l'insécurité alimentaire grâce à la production de masse. Cependant, elles simplifient les écosystèmes en avantageant la culture d'un nombre très restreint d'espèces rentables. Parmi ce nombre restreint d'espèces cultivées, une grande partie est exotique et génétiquement modifiée afin de rejoindre les caractéristiques agronomiques de leur terre d'accueil. Par exemple, le soja (*Glycine max* L. Merr) est une plante des régions chaudes de l'Asie préférant les jours courts qui a été améliorée génétiquement afin d'être cultivée dans les régions plus nordiques. C'est ainsi que le soja a vu son aire de distribution s'étendre sur de nouveaux continents, notamment en Amérique du Nord et du Sud, où les superficies cultivées et les quantités produites ne cessent de croître. D'ailleurs, aujourd'hui le principal producteur mondial est représenté par les États-Unis suivi du Brésil et de l'Argentine.

À la faveur de la mondialisation, les échanges d'équipements agricoles et le mouvement des semences ou du matériel végétal se sont incroyablement accrus ces dernières années et ont entraîné l'introduction d'espèces exotiques envahissantes qui menacent les agroécosystèmes de soja mondiaux. L'introduction en Amérique, en Europe et en Afrique, le nématode à kyste du soja (NKS) (*Heterodera glycines* Ichinohe), un endoparasite des racines ayant coévolué avec le soja en Asie et qui, aujourd'hui, chevauche l'aire de distribution mondiale du soja. Avec les changements climatiques (CC), l'aire de distribution, la phénologie, la morphologie et les mécanismes de défense de la plante seront altérés et cela pourrait avoir des répercussions profondes sur les interactions hôte-endoparasite avec *H. glycines*. Par conséquent, cet essai s'intéressera à la nature des impacts qu'auront ces modifications sur la production de soja et les modes de gestion à adopter.

La modélisation bioclimatique tout comme l'utilisation d'analogues spatiaux sont deux outils complémentaires qui permettent respectivement de simuler l'impact des CC sur la phénologie du soja et sur le cycle de vie du NKS ainsi qu'identifier les modes de gestion utilisés dans les régions possédant des caractéristiques climatiques et problématiques comparables. L'étude de cas sera centrée sur le Québec, puisqu'il est urgent d'évaluer les

impacts qu'aura le NKS, récemment détecté à Saint-Anicet, sur les agroécosystèmes québécois de soja et sur son potentiel d'établissement dans les différentes régions agricoles. Ainsi, des modèles mathématiques ont été développés afin de connaître la durée de la saison de croissance du soja et celle du développement du NKS en utilisant un climat de référence (1970-1999). Neuf scénarios simulant le climat du futur (2041-2070) ont été évalués pour six régions agricoles québécoises : Bas-Saint-Laurent, Capitale-Nationale, Centre-du-Québec, Lanaudière, Montérégie et Saguenay-Lac-Saint-Jean. Ces modélisations ont permis de découvrir qu'à l'horizon 2050 (période 2041-2070) pour toutes les régions ciblées, que la durée des stades phénologiques serait plus courte et le soja atteindrait la maturité jusqu'à 21 plus tôt et que l'aire de production du soja s'étalera vers le nord du Québec. Également, les résultats des modélisations démontrent que le NKS peut actuellement compléter de trois à quatre cycles de vie selon la latitude de la région. En outre, puisque la durée des stades de croissance sera plus courte dans le futur, il pourra en compléter de trois à cinq. En outre, il semble que le synchronisme entre le soja et le NKS sera maintenu dans le futur et qu'en général les phases sensibles du soja seront affectées davantage puisque, dans certaines régions, une seconde génération de juvéniles apparaîtra et ils pourraient accentuer les dommages et les pertes de rendement.

Finalement, afin d'identifier des solutions de gestion respectueuses de l'environnement, certaines régions américaines productrices de soja et actuellement aux prises avec la présence du NKS ont servi d'analogues spatiaux. Ainsi, l'analyse des modes de gestion et de contrôle du NKS utilisés dans les analogues a permis de cibler des options de gestion potentielles pour le Québec telles que l'utilisation de cultivars résistants, mais également de relever diverses problématiques comparables à celles qui seront rencontrées au Québec. D'ailleurs, une des problématiques les plus importantes est sans contredit liée au développement de cultivars résistants, mais également durables dans le temps. Par conséquent, des recommandations concernant la direction que devra prendre la recherche ont été faites en insistant sur l'urgence de séquencer tous les gènes de résistance présents dans les lignées parentales habituellement utilisées pour le développement de cultivars. Grâce à cela, il sera possible de cibler les plus durables et de les adapter aux phénotypes des populations retrouvées au Québec de même qu'aux groupes de maturité pouvant être cultivés dans les différentes régions agricoles, et ce, à la faveur des CC.

Remerciements

D'abord, j'aimerais remercier ma co-directrice Fanie Pelletier qui, depuis mon stage au Maroc, a su m'apporter du soutien tout au long de ma rédaction et des commentaires constructifs visant à élever de plusieurs crans la qualité de ma rédaction et de mes travaux.

Je tiens également à remercier mon co-directeur Benjamin Mimee du CRDH d'AAC pour m'avoir aidée à trouver un sujet d'essai et d'avoir accepté de me codiriger, mais aussi pour son support continu et ses commentaires pertinents sur la biologie des nématodes. Merci aussi de m'offrir l'opportunité de poursuivre mes études au doctorat et de développer de nouveaux acquis en génétique et bio-informatique.

« La perte de diversité génétique affaiblit la capacité d'une espèce à s'adapter, la perte de la diversité des espèces affaiblit la capacité d'une communauté biologique à s'adapter, la perte de la diversité fonctionnelle affaiblit la capacité d'un écosystème à s'adapter, et la perte de la diversité des écosystèmes affaiblit la capacité de la biosphère tout entière à s'adapter. » (Amara, 2010).

Également, je tiens à souligner la participation directe de Gaétan Bourgeois et de Nathalie Beaudry du CRDH ainsi que celle d'Annie-Ève Gagnon du CEROM, qui m'ont tous énormément aidée à la réalisation des différentes étapes de la modélisation de la phénologie du soja et du cycle de vie du NKS. Merci pour le temps que vous m'avez accordé !

Merci à Caroline Cloutier, coordonnatrice de la maîtrise en écologie internationale qui s'est rendue énormément disponible tout au long de mon parcours académique et qui a su me prodiguer d'excellents conseils de rédaction. Merci également à Judith Viens, coordonnatrice de la maîtrise en environnement, pour son suivi académique.

Merci à mon copain, ma famille et mes amis qui m'ont supportée moralement tout au long de mes nombreuses aventures académiques pour leur aide dans les moments les plus difficiles et pour leurs encouragements quand je perdais le cap et que je me remettais en question !!! Merci aussi d'accepter que je reparte à l'aventure en m'engageant au doctorat !!!

TABLE DES MATIÈRES

SOMMAIRE	I
REMERCIEMENTS	III
LISTE DES FIGURES	IX
LISTE DES TABLEAUX	XI
LISTE DES ÉQUATIONS	XIII
LISTE DES ACRONYMES, DES SYMBOLES ET DES SIGLES	XIV
INTRODUCTION	1
CHAPITRE 1 LE SOJA (<i>GLYCINE MAX</i> L. MERR. 1917)	4
1.1 Histoire de l'introduction et distribution actuelle du soja à travers le monde	4
1.2 Biologie du soja	6
1.2.1 Biologie générale	6
1.2.2 Stades phénologiques du soja	7
1.2.3 Groupes de maturité	8
1.2.4 Principales maladies, organismes et insectes nuisibles à la culture de soja	9
1.3 Importance économique du soja	11
1.3.1 Principaux producteurs mondiaux de soja	11
1.3.2 Situation actuelle et future	12
1.3.3 Pertes économiques attribuables aux changements climatiques	13
1.3.4 Pertes économiques dues aux maladies, insectes et mauvaises herbes	15
1.4 Impacts des changements climatiques sur la biologie du soja et les conditions de croissance	17
1.4.1 Impacts de l'augmentation des températures sur la croissance et le rendement des cultures de soja	18
1.4.2 L'impact de la hausse du CO ₂ sur la culture du soja	18

1.4.3 Les impacts de la hausse des concentrations d'ozone troposphérique (O ₃) sur la biologie du soja.....	19
1.4.4 Les impacts de l'augmentation du rayonnement UVB sur la biologie du soja.....	20
1.4.5 Impacts potentiels de la hausse des événements climatiques et météorologiques extrêmes sur la survie du soja	20
1.4.6 Les conséquences des changements climatiques sur les populations d'insectes, les maladies les mauvaises herbes pour la production de soja	21

CHAPITRE 2 LE NÉMATODE À KYSTE DU SOJA (*HETERODERA GLYCINES* ICHINOHE)..... 24

2.1 Histoire et distribution géographique du nématode à kyste du soja	24
2.2 Impacts observés dans les principaux pays producteurs aux prises avec le NKS.....	26
2.2.1 Symptômes et pertes de rendement.....	26
2.2.2 Perte de rendement et pertes économiques.....	27
2.3 Biologie de l'espèce	32
2.3.1 Taxonomie	32
2.3.2 Morphologie générale	32
2.3.3 Mode de parasitisme.....	33
2.3.4 Cycle de vie.....	36
2.3.5 Éclosion.....	38
2.3.6 Migration des juvéniles vers les racines : chimiotaxie et électrotaxie.....	41
2.3.7 Pénétration des racines par les J2 et création du syncytium	44
2.3.8 La dormance : diapause et quiescence	47
2.4 Interactions entre les NKS et les organismes nuisant à la culture du soja	49
2.5 Survie et dispersion.....	52
2.6 Réponses attendues du NKS dans un contexte de changements climatiques	54
2.6.1 Impacts potentiels de la modification des régimes de températures et de précipitations sur le NKS	55
2.6.2 Impacts potentiels de la hausse des températures, des précipitations et des événements climatiques extrêmes sur le comportement des NKS.	57

CHAPITRE 3	UTILISATION DE MODÈLES BIOCLIMATIQUES ET D'ANALOGUES SPATIAUX POUR PRÉDIRE ET FACILITER LA GESTION DES IMPACTS D'<i>H. GLYCINES</i> SUR LA PRODUCTION DE SOJA DANS UN CONTEXTE DE CHANGEMENTS CLIMATIQUES ÉTUDE DE CAS AU QUÉBEC.....	60
3.1	Portrait de l'agriculture et de la culture du soja au Québec.....	60
3.1.1	Portrait général de l'agriculture au Québec	60
3.1.2	Impacts attendus des changements climatiques sur l'agriculture au Québec.....	62
3.1.3	Distribution du NKS en Ontario et au Québec.	63
3.2	Conceptualisation du modèle stimulant l'impact des températures sur le cycle de vie du nématode à kyste du soja.....	64
3.2.1	Éléments limitant le développement et la distribution d' <i>Heterodera glycines</i>	65
3.2.2	Création des courbes de réponse à la température	66
3.2.3	Analogues spatiaux.....	68
3.3	Modélisations de la phénologie du soja et du cycle de vie du NKS et analyse des impacts potentiels des changements climatiques	72
3.3.1	Modélisation des impacts des changements climatiques sur la phénologie du soja cultivé au Québec.....	73
3.3.2	Modélisation des impacts des changements climatiques sur le cycle de vie d' <i>Heterodera glycines</i> au Québec	78
3.3.3	Impacts potentiels des CC sur le pathosystème soja-NKS au Québec : possibilité de synchronismes entre l'endoparasite et son hôte	81
3.4	Analyse de la situation du NKS et gestion préconisée dans les analogues spatiaux .	90
3.5	Recommandations	95
3.5.1	Gestion du NKS au Québec dans un contexte de changements climatiques : défis et orientation de la recherche	95
3.5.2	Améliorer le modèle bioclimatique du cycle de vie du NKS en considérant d'autres paramètres fortement associés aux CC.	99
CONCLUSION	101

RÉFÉRENCES	104
ANNEXE 1 DIFFÉRENTIATION PHÉNOTYPIQUE DES POPULATIONS D'<i>HETERODERA GLYCINES</i>.....	134
A.1.1 «Races» de NKS selon la classification de Riggs et Schmitt, 1988 *.	135
A.1.2 Sept lignées indicatrices différenciant les populations de NKS.....	136
ANNEXE 2 PRINCIPALES PROTÉINES PRODUITES PAR LES GLANDES CÉSOPHAGIENNES DU NKS ET LIÉES AU PARASITISME.....	137
ANNEXE 3 ANTAGONISTES ET SOLS SUPPRESSIFS COMME MOYEN DE CONTRÔLE BIOLOGIQUE.....	139
A.3.1 Principaux antagonistes des NKS selon le regroupement microbien.	141
ANNEXE 4 CARTES DE LA RÉPARTITION DES SCÉNARIOS CLIMATIQUES DANS LES ANALOGUES POTENTIELS DES RÉGIONS PRODUCTRICES DE SOJA AU QUÉBEC	143
A.4.1 Résultat des neuf simulations climatiques provenant du Modèle régional canadien du climat (MRCC 4.2.3) pour les régions administratives ciblées.	144
A.4.2 Carte des scénarios climatiques identifiant la zone comme analogue au climat futur (période 2014-2070) de la région du Bas-Saint-Laurent.	144
A.4.3 Carte des scénarios climatiques identifiant la zone comme analogue au climat futur (période 2014-2070) de la région de la Capitale-Nationale.	145
A.4.4 Carte des scénarios climatiques identifiant la zone comme analogue au climat futur (période 2014-2070) de la région du Centre-du-Québec.	145
A.4.5 Carte des scénarios climatiques identifiant la zone comme analogue au climat futur (période 2014-2070) de la région de Lanaudière.....	146
A.4.6 Carte des scénarios climatiques identifiant la zone comme analogue au climat futur (période 2014-2070) de la région de la Montérégie.	146

A.4.7 Carte des scénarios climatiques identifiant la zone comme analogue au climat futur (période 2014-2070) de la région du Saguenay-Lac-Saint-Jean.....	147
---	-----

ANNEXE 5 ÉLÉMENTS CONSTITUANT LE MODÈLE PHÉNOLOGIQUE DU SOJA	148
--	-----

A.5.1 Modèle de développement du soja dans CIPRA incluant les fonctions et paramètres utilisés.....	149
---	-----

A.5.2 Le modèle du soja dans CIPRA : les fonctions, les paramètres ainsi que leur description pour chacun des stades de développement.	149
---	-----

A.5.3 Liste des équations et valeurs des paramètres utilisés pour le calcul de chacune des phases.....	150
--	-----

Liste des figures

Figure 1.1	Production annuelle de soja en tonne métrique par pays, en 2010.	6
Figure 2.1	Planches photographiques illustrant des symptômes associés au NKS..	26
Figure 2.2	Pertes de rendement estimées (tonnes) et attribuables aux dommages causés par le NKS dans les états du sud des É.-U. de 1974 à 2006.	29
Figure 2.3	Pertes de rendement attribuables aux dommages causés par le NKS pour tous les états américains producteurs de soja et envahis de 1994 à 2010.	29
Figure 2.4	Classification taxonomique du NKS.	32
Figure 2.5	Photographies des principaux stades et sexes de NKS.	33
Figure 2.6	Exemples de structures des sites de nutrition sur une racine.	34
Figure 2.7	Représentation du cycle de vie complet du NKS.	36
Figure 2.8	Représentation schématique du cycle de vie du NKS à 25°C.	38
Figure 2.9	Reconstitution de l'organisation du système chimiosensible d'un adulte <i>Pratylenchus penetrans</i>	41
Figure 2.10	Emplacement des différentes glandes et organes des NKS (A) et modèle des interactions entre ce dernier et le syncytium (B).	45
Figure 3.1	Superficiesensemencées en 2012 des différents types de grandes cultures au Québec.	61
Figure 3.2	Répartition par région administrative des superficies cultivées de soja (A) et du pourcentage de la production totale de grains (B) en 2012.	61
Figure 3.3	Carte des superficies de soja par région administrative*.	62

Figure 3.4	Zones de production du soja (A) Québec et (B) Ontario (recensement 2006) et lieux où le NKS a été détecté.	64
Figure 3.5	Courbes de réponse à la température extérieure à l'intérieur de l'œuf (quatre cellules à J2*) et à l'intérieur de la racine (J2 à adulte**).	66
Figure 3.6	Résultats de la modélisation de l'impact des CC sur la phénologie* du soja durant la période de référence (1971-1999) et au futur proche (2041-2070) séparés par région administrative du Québec.	75
Figure 3.7	Représentation de la phénologie du soja et du cycle de vie NKS au passé récent et au futur proche dans la région du Bas-Saint-Laurent*.....	82
Figure 3.8	Représentation de la phénologie du soja et du cycle de vie du NKS au passé récent et au futur proche dans la région de la Capitale-Nationale.	83
Figure 3.9	Représentation de la phénologie du soja et du cycle de vie du NKS au passé récent et au futur proche dans la région du Centre-du-Québec....	84
Figure 3.10	Représentation de la phénologie du soja et du cycle de vie du NKS au passé récent et au futur proche dans la région de Lanaudière.	85
Figure 3.11	Représentation de la phénologie du soja et du cycle de vie du NKS au passé récent et au futur proche dans la région de la Montérégie.....	86
Figure 3.12	Représentation de la phénologie du soja et du cycle de vie du NKS au passé récent et au futur proche dans la région du Saguenay-Lac-St-Jean.	87
Figure 3.13	Distribution connue du NKS dans les cinq analogues spatiaux*.	91

Liste des tableaux

Tableau 1.1	Principales maladies et organismes nuisibles du soja documentés par ordre d'importance en termes de pertes de rendement en 2006.	10
Tableau 1.2	Dix principaux pays producteurs de soja en 2011.	12
Tableau 1.3	Pertes économiques imputables aux principales maladies du soja dans les principaux pays producteurs en 1994, 1998 et 2006.	16
Tableau 2.1	Pertes de rendement causées par le NKS dans les principaux pays producteurs affectés en 1994, en 1998 et en 2006.	28
Tableau 2.2	Exemples de synergies positives entre le NKS et différentes maladies du soja causées par des champignons pathogènes.	50
Tableau 2.3	Exemples d'interactions multiples à l'intérieur de complexes de maladie entre le NKS et d'autres organismes nuisibles du soja.	51
Tableau 3.1	Paramètres physiologiques liés au développement du NKS.	68
Tableau 3.2	Liste des simulations utilisées pour l'étude de cas.	69
Tableau 3.3	Culture du soja dans les analogues américains et au Québec en 2012. ..	70
Tableau 3.4	Synthèse des résultats de la modélisation de la phénologie du soja.	77
Tableau 3.5	Synthèse des résultats de la modélisation du cycle de vie du NKS.	80
Tableau 3.6	Options de gestion recommandées pour le contrôle du NKS en Illinois. ...	92
Tableau 3.7	Options de gestion recommandées pour le contrôle du NKS en Iowa.	92
Tableau 3.8	Options de gestion recommandées pour le contrôle du NKS en Ohio.	93
Tableau 3.9	Options de gestion recommandées pour le contrôle du NKS en Pennsylvanie.	94

Tableau 3.10	Options de gestion recommandées pour le contrôle du NKS au Wisconsin.	94
Tableau 3.11	Principaux défis, modes de gestion actuellement déployés aux É.-U. et en Ontario ainsi que les besoins en recherche pour le Québec.	96
Tableau 3.12	Principaux besoins quant à l'utilisation et au développement de cultivars résistants au NKS, au Québec.....	98
Tableau 3.13	Autres paramètres influençant le cycle de vie du NKS et pouvant être intégrés au modèle bioclimatique dans le futur.	100

Liste des équations

(Éq. 3.1).....	67
(Éq. 3.2).....	67

Liste des acronymes, des symboles et des sigles

a	Acre (s)
atm	Atmosphère normale = 1,01325 bar ou 101,325 kPa
ACIA	Agence canadienne d'inspection des aliments
BBCH	Biologische Bundesanstalt, Bundessortenamt et CHemische Industrie
CC	Changements (s) climatique (s)
cv.	Cultivar
DJ	Degrés jours
Gt	Milliard (s) de tonne (s)
G\$	Milliard (s) de dollar (s)
GIEC	Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat
GM	Génétiquement modifié (e)(s)
Type HG	«HG» pour <i>Heterodera glycines</i> et «type» pour phénotype
J1 à J4	Représentent chacun des stades juvéniles du NKS
kJ/m ²	Kilojoule (s) par mètre carré
kha	Millier (s) d'hectare (s)
kt	Millier (s) de tonne (s)
k\$	Millier (s) de dollar (s)
MG	Groupe (s) de maturité <i>Maturity group</i> (pour éviter la confusion avec GM)
MRC	Municipalités régionales de comté
Mha	Million (s) d'hectare (s)
Mt	Million (s) de tonne (s)
M1 à M4	Représentent les quatre mues du NKS
M\$	Million (s) de dollars
NAPIS	National Agricultural Pest Information System
NK	Nématode (s) à kyste
NKS	Nématode (s) à kyste du soja
OEMPP	Organisation Européenne et Méditerranéenne pour la Protection des Plantes
t/ha	Tonne (s) par hectare (s)
US bu	Boisseau (x) américain équivalent à 0,02721 tonne (soit 27,21 kg) de soja
\$ US	Dollar (s) américain (s)
UVB	Rayon ultraviolet situé dans la longueur d'onde allant de 315 à 280 nm

Introduction

La modernisation de l'agriculture a eu pour effet de modifier les pratiques anciennes qui permettaient d'exercer une agriculture simple, certes, mais également saine. L'utilisation de différentes plantes assurait la production en cas d'intempéries ou d'invasions (Altieri, 2000). En outre, la rotation de céréales et de légumes assurait l'apport en nutriments tout en réduisant la présence d'insectes, de mauvaises herbes et de maladies (Altieri, 2000). Ainsi, cette agriculture permettait de protéger et de préserver la biodiversité des agroécosystèmes et de limiter la dégradation environnementale.

De nos jours, le développement de cultivars génétiquement modifiés (GM) plus résistants et à haut rendement, l'accroissement de l'utilisation de substances chimiques destinées à la lutte phytosanitaire, les améliorations technologiques et les politiques agricoles ont transformé l'agriculture traditionnelle (Altieri, 2007). En fait, cette intensification des pratiques agricoles a favorisé l'apparition des monocultures à travers le monde (Altieri, 2007; Tilman, 1999). Celles-ci ont apporté un grand nombre de bénéfices comme d'inconvénients. Parmi les bénéfices, citons le meilleur contrôle des organismes nuisibles, la maximisation des rendements économiques par l'utilisation d'espèces à marge de bénéfices bruts élevée, le potentiel d'atteindre la sécurité alimentaire et l'amélioration des apports caloriques (Horrigan *et al.*, 2002; Park *et al.*, 2012). En revanche, les conséquences sur les agroécosystèmes sont nombreuses: déséquilibre des cycles naturels; perte de la complexité des paysages; remplacement des cultures locales par des espèces exotiques; érosion génétique; transfert de gènes vers les plantes indigènes; hausse des infestations; intensification des contrôles chimiques; augmentation de la résistance des espèces nuisibles aux *Bacillus thuringiensis* (Bt) (Björklund *et al.*, 1999; Horrigan *et al.*, 2002).

Par conséquent, si ce type d'agriculture a contribué à augmenter la disponibilité et la quantité de denrées alimentaires produites chaque année, il a également contribué à la perte de la diversité dans les agroécosystèmes menant à la diminution de la résistance et de la résilience aux infestations et aux événements climatiques extrêmes (Altieri et Penuel, 2006; Shipton, 1977). Ainsi, étant donné que les changements climatiques (CC) et que les invasions biologiques sont des processus clés qui affectent la biodiversité globalement et

régionalement, la perte de résilience et de résistance des agroécosystèmes seront déterminants pour l'avenir de l'agriculture (Walther *et al.*, 2009). En outre, la croissance démographique et la mondialisation des échanges favoriseront les invasions biologiques qui s'intensifieront dans le temps (Westphal *et al.*, 2008). Déjà, plusieurs pays sont confrontés à l'arrivée de nouveaux ravageurs exotiques difficilement contrôlables vu la faible diversité d'ennemis naturels présents dans les agroécosystèmes locaux (Altieri, 1999; Matson *et al.*, 1997). Sans compter que, par effet combiné avec les CC, on s'attend à ce que les introductions, la colonisation, l'établissement et la naturalisation d'espèces exotiques envahissantes soient facilités (Dukes et Mooney, 1999; Fuhrer, 2003; Walter *et al.*, 2009).

Pourtant, les complications entourant les monocultures telles que les invasions biologiques ne datent pas d'hier. Par exemple, dans les années 1890, les monocultures de coton ont été prises d'assaut par le charançon du coton (*Anthonomus grandis*) qui est devenu l'insecte nuisible le plus destructeur aux États-Unis (É.-U.), puis du Brésil et de l'Argentine (Kennedy et Flanders, 2006; Perrin, 2008). Entre-temps, les ceintures de maïs et de blé des É.-U. se développaient lentement et la lutte phytosanitaire se poursuivait au gré des nouvelles introductions (Pimentel *et al.*, 2005). Or, dans les années 1920, une nouvelle forme de monoculture émergea, celle du soja qui empiéta ensuite sur la ceinture de maïs, mais celle-ci fut rapidement confrontée à l'arrivée subséquente de nouveaux agents pathogènes (Gibson et Benson, 2005; Hartman *et al.*, 2011; Shipton, 1977). Ainsi, différents organismes nuisibles ont commencé à être détectés, dont le nématode à kyste du soja (NKS) (*Heterodera glycines* Ichinohe, 1952) (Riggs, 1977). Cette espèce, originaire du continent asiatique, fut détectée pour la première fois au Japon, en 1915 et s'est rapidement propagée à travers l'Asie : en Corée en 1936, dans la région de la Mandchourie en 1938 et à Taïwan en 1958 (Hartman *et al.*, 2011; Riggs, 1977). Moins de 50 ans après avoir été détecté aux É.-U. (1954), le NKS était devenu l'un des parasites les plus destructeurs des cultures de soja de l'Amérique et était présent dans 28 états américains, au Canada (Ontario) et en Amérique du Sud (Argentine, Brésil, Bolivie, etc.), tous parmi les principaux producteurs mondiaux (Chen *et al.*, 2001; FAOSTAT, 2013b; Wrather et Koenning, 2006).

Au Canada, la présence de cet endoparasite a été détectée en 1987, à l'intérieur d'échantillons prélevés dans le comté de Kent, en Ontario. Par la suite, il s'est dispersé dans

plusieurs autres comtés ontariens (18), dont certains sont limitrophes avec le Québec (Kristjansson, 2010). D'ailleurs, le NKS a été détecté durant l'été 2013, dans un champ à Saint-Anicet (45°4'50.51"N, 74°21'18.56"W) (Mimee *et al.*, sous presse). Sachant que sa propagation à travers le monde se fit à un rythme fulgurant, les probabilités qu'il se répande rapidement au Québec sont élevées. Sans oublier qu'étant dans un contexte de CC, l'incertitude règne quant aux nouvelles superficies pouvant être envahies et quant aux modifications biologiques que pourraient subir le NKS et le soja. Il en va de même avec les impacts potentiels que cette introduction pourrait avoir sur la production québécoise. Effectivement, puisque les superficies cultivées de soja ne cessent de croître chaque année au Québec (hausse de 55,6 % des superficies en 2011) (Statistique Canada, 2012), on peut se questionner sur les répercussions économiques et écologiques qu'aurait le NKS si sa propagation s'intensifiait. D'autant plus qu'actuellement, le nombre et la disponibilité des cultivars résistants, durables et adaptés aux MG pouvant être cultivés au Québec (MG00 à MGI) sont limités (Syngenta, 2011).

Cet essai vise à saisir les enjeux économiques, écologiques et relatifs aux options de gestion du NKS dans les pays producteurs de soja et également de comprendre comment les CC influenceront sa distribution, sa biologie et sa relation avec son hôte, le soja. Pour ce faire, le premier chapitre sera consacré à l'histoire, l'origine, la biologie du soja ainsi qu'à la description des différents impacts des CC et des invasions biologiques sur la production mondiale et sur sa biologie. Le second chapitre, vise à présenter l'histoire, l'origine, et la biologie du NKS et d'identifier les éléments attribuables aux CC susceptibles d'influencer sa distribution et sa biologie à travers le monde, mais surtout dans les Amériques. Le dernier chapitre s'attardera à présenter une étude de cas centrée sur le Québec dans laquelle les aires de distribution potentielles actuelles, mais également futures des NKS et du soja seront modélisées en fonction de différents scénarios climatiques. De plus, l'impact des CC sur la biologie du NKS et sur la phénologie de différents groupes de maturité du soja ainsi que les synchronismes potentiels entre l'endoparasite et son hôte seront analysés sur la base des modèles bioclimatiques créés. Finalement, il y sera présenté différentes stratégies de gestion potentielles pour le Québec sur la base de celles actuellement utilisées dans les analogues spatiaux américains.

Chapitre 1

Le soja (*Glycine max* L. Merr. 1917)

Le soja est l'une des plantes dont l'expansion de la superficie cultivée à travers le monde est des plus fulgurantes. Cette croissance s'explique par l'augmentation de son utilisation tant pour la consommation humaine et animale que comme biocarburant (Bertrand, 2004).

À l'origine, le soja a été domestiqué en Chine, où il a coévolué avec la majorité des agents pathogènes et insectes qui menacent aujourd'hui sa production (Hartman et Hill, 2010). Avec l'accroissement des échanges internationaux, de l'aire de production du soja et de l'amplification des impacts causés par les CC, les risques d'introduction et d'invasion ont décuplé (Westphal *et al.*, 2008). D'ailleurs, mondialement, le pourcentage des récoltes de soja perdues à cause de la propagation de nouvelles maladies et de celles déjà présentes est passé de 11 % en 1994 (Hartman et Hill, 2010) à 23 % pour la période 2001-2003 (Oerke, 2006). Afin de limiter les pertes économiques imputables à de telles situations, il est nécessaire de connaître l'histoire et la biologie du soja et d'étudier l'impact des organismes nuisibles et des CC sur sa production (Hartman et Hill, 2010; Wrather *et al.*, 2001).

Ainsi, ce chapitre présentera brièvement l'histoire et l'importance de la culture du soja dans le but de souligner les liens existants entre l'intensification et l'expansion de cette culture dans le monde ainsi que sa précarité en cas d'invasion biologique. Également, il vise à établir des liens avec les chapitres subséquents qui présenteront le nématode à kyste du soja (NKS), espèce causant actuellement d'importantes pertes économiques.

1.1 Histoire de l'introduction et distribution actuelle du soja à travers le monde

Le soja (*Glycine max* (L.) Merr.) aurait été domestiqué à partir de traits élités sélectionnés chez son ancêtre sauvage *Glycine soja* Siebold et Zucc. (autrefois *Glycine ussuriensis* Regel et Maack) (Hymowitz, 1970; Qiu et Chang, 2010). D'ailleurs, selon le livre de l'empereur Shen Nung, la culture et l'usage du soja dateraient de 2500 ou 2300 avant Jésus-Christ (av. J.-C.) (Hymowitz, 1970). Étant donné le manque de concertation entre les historiens concernant l'âge de ce livre, on reconnaît plutôt que les premières productions de soja

domestiqué auraient débuté entre le 11^{ième} et 7^{ième} siècle av. J.-C., dans le nord-est de la Chine (Qiu et Chang, 2010).

Durant la dynastie Zhou, grâce au développement du commerce, les superficies cultivées de soja se sont étendues du nord au sud de la Chine. Puis, il y a environ 2000 ans, la plante a été introduite en Corée, au Japon et en Asie du Sud-est (Hymowitz, 1970; Qiu et Chang, 2010). Durant les siècles suivants, les échanges commerciaux ont pris de l'ampleur et au 16^{ième} siècle, le soja était couramment utilisé en Birmanie (Myanmar), en Inde, en Indonésie, en Malaisie, au Népal, aux Philippines, en Thaïlande et au Vietnam (Hartman *et al.*, 2011; Shurtleff et Aoyagi, 2007ac). Depuis, la Chine et l'Inde sont devenus les principaux producteurs sur le continent asiatique (FAOSTAT, 2013b). L'introduction de soja en Océanie daterait de la ruée vers l'or de 1751 et serait due aux immigrants chinois de New South Wales et aujourd'hui, seule l'Australie en produit encore des quantités appréciables (Qiu et Chang, 2010; Shurtleff et Aoyagi, 2010). La première utilisation du soja en Europe remonterait à 1739 en France et à 1790 en Angleterre (Shurtleff et Aoyagi, 2007c). De nos jours, le principal pays producteur de soja de l'Union Européenne est l'Italie (FAOSTAT, 2013b). En Europe de l'Est, le soja a été introduit en 1804, en Yougoslavie (Hartman *et al.*, 2011). Depuis, c'est l'Ukraine et la Russie qui en produisent le plus (FAOSTAT, 2013b). Selon Shurtleff et Aoyagi (2009), le soja a été introduit en Afrique en 1858, en Égypte et aujourd'hui, c'est l'Afrique du Sud qui est le principal producteur (FAOSTAT, 2013b).

La première introduction documentée du soja en Amérique du Nord a eu lieu en 1765 aux États-Unis, en Géorgie et depuis les années 1950, depuis, ils sont devenus les premiers producteurs de soja au monde (FAOSTAT, 2013b; Gibson et Benson, 2005). Le soja est arrivé un peu plus tard au Canada, vers 1850, mais la production ne s'est accentuée qu'au début des années 1920 (Dorff, 2007). Plus au sud, le soja a été introduit en Amérique centrale entre 1565 et 1815, par les commerçants du *Chinatown* d'Acapulco, au Mexique (Shurtleff et Aoyagi, 2007b). De nos jours, le principal pays producteur de soja est le Mexique (FAOSTAT, 2013b). C'est dans les années 1920 que le soja aurait été introduit dans les Caraïbes, mais depuis (en 2011), il semble qu'il n'y ait plus de production (FAOSTAT, 2013b; Shurtleff et Aoyagi, 2007b). Le soja fut introduit pour la première fois en 1882 en Amérique du Sud à Bahia, au Brésil, puis en 1908, en Argentine (Shurtleff et

Aoyagi, 2007b; Qiu et Chang, 2010). Toutefois, dans les années 1970 la production a pris de l'ampleur et aujourd'hui, les principaux producteurs sont respectivement le Brésil, l'Argentine, le Paraguay et la Bolivie (FAOSTAT, 2013b; Shurtleff et Aoyagi, 2007b).

En résumé, en 2011, le soja a été produit dans 91 pays à travers le monde et la distribution de la production totale par pays est présentée dans la figure 1.1 (FAOSTAT, 2013b).

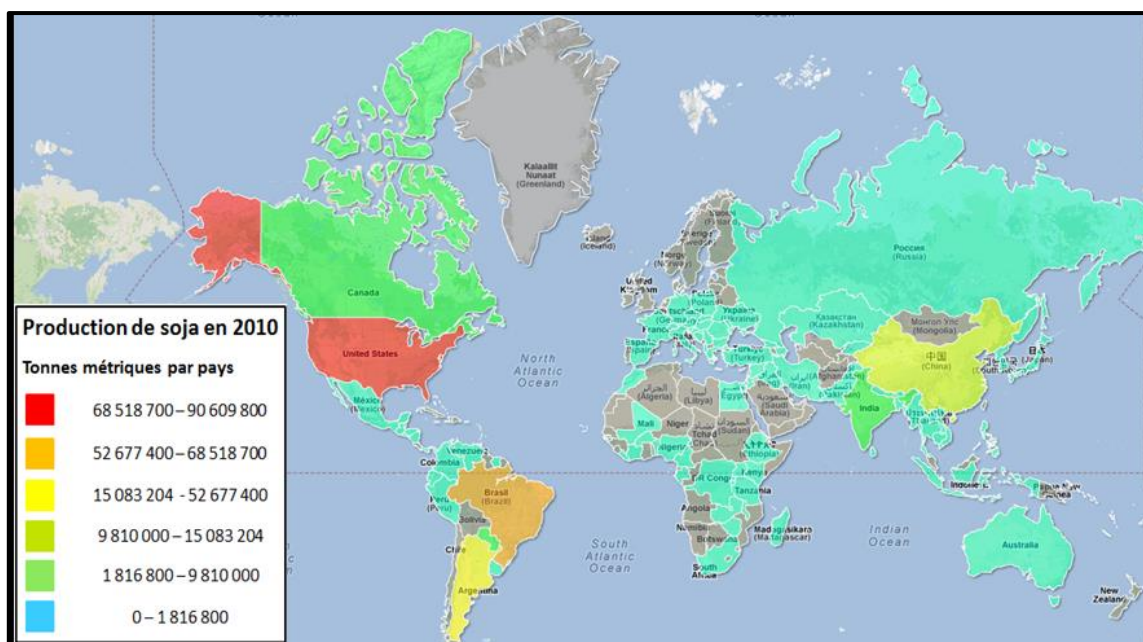


Figure 1.1 Production annuelle de soja en tonne métrique par pays, en 2010.

Source : TargetMap, 2012 et FAOSTAT, 2012b.

1.2 Biologie du soja

Quelques éléments généraux sur la biologie du soja et sur les principales maladies, dont le NKS, qui auront une influence négative sur la production seront présentés dans cette section afin d'illustrer leur importance au niveau mondial.

1.2.1 Biologie générale

Le soja, *G. max* (L.) Merr., est une plante tétraploïde diploïdisée ($2n=40$), de la famille des *Légumineuses*, de la sous-famille des *Papilionacées*, de la tribu des *Phaséolées*, du genre *Glycine* Willd. et du sous-genre *Soja* (Moench) (Agence Canadienne d'Inspection des Aliments (ACIA), 2012). C'est une plante annuelle, herbacée et dressée qui croît mieux dans

les régions à jours courts puisqu'elle est nyctipériodique (ACIA, 2012). Elle a besoin de températures élevées et peut actuellement être cultivée dans les zones tempérées des hémisphères sud et nord ainsi que dans la zone équatoriale (Burton, 1997). Pour atteindre la maturité, les grains doivent être semés en mai ou au début de juin dans l'hémisphère nord et en novembre dans l'hémisphère sud (Burton, 1997). D'ailleurs, le NKS, un des principaux organismes nuisibles du soja, nécessite les mêmes conditions climatiques et environnementales pour se reproduire et partage la même niche écologique (Yu, 2011).

Au niveau morphologique, la racine du soja est pivotante, elle a un étalement latéral et comporte des nodosités formées par *Bradyrhizobium japonicum* (ACIA, 2012). La première paire de feuilles est simple et opposée, alors que les suivantes seront trifoliées et alternes (Burton, 1997; Munger *et al.*, 1997). La reproduction est autogame puisque l'anthère, en mûrissant dans le bourgeon, pollinise directement le stigmate (ACIA, 2012). Les gousses sont droites ou légèrement courbées, elles contiennent en général une à cinq graines : un plant peut contenir jusqu'à 400 gousses (soit 2 à 20 gousses/nœud) (ACIA, 2012).

1.2.2 Stades phénologiques du soja

Après avoir été semées, les graines commenceront à germer lorsque le sol aura maintenu au minimum 10 °C durant cinq à sept jours (ACIA, 2012). Le premier stade phénologique (stade 0 de l'échelle BBCH) est séparé en étapes distinctes qui mèneront à une germination complète (Burton, 1997; Munger *et al.*, 1997). Ces étapes sont : l'imbibition de la graine; la sortie et élongation de la radicule; l'apparition des poils absorbants; le fractionnement des téguments par l'hypocotyle et les cotylédons; le développement de l'hypocotyle; la levée caractérisée par l'émergence de l'hypocotyle et des cotylédons (Burton, 1997; Munger *et al.*, 1997). C'est principalement durant ce stade (dans les 10 jours depuis le semis) que les dommages causés par l'infection des racines par le NKS seront le plus importants (Koenning, 2000; Wu *et al.*, 2011). La durée des stades dépend surtout de la température et de l'humidité du sol et la croissance optimale a lieu entre 15-22 °C (Thuzar *et al.*, 2010).

Ensuite, les étapes du développement végétatif, également très sensible à l'infection du NKS, s'entameront lorsque les cotylédons et la première paire de feuilles unifoliées sur le premier nœud seront complètement étalés (environ du stade 1 à 4 selon l'échelle BBCH)

(Burton, 1997; Munger *et al.*, 1997; Wu *et al.*, 2011). Puis, les feuilles trifoliées pourront se développer sur tous les nœuds subséquents (Burton, 1997; Munger *et al.*, 1997). C'est durant la phase végétative que se développeront les rameaux et les pousses latérales sur la tige principale; leur nombre dépendra de la densité de plants semés (Burton, 1997). Également, il y aura développement du réseau racinaire et infection des racines par les *Rhizobium spp.* favorisant l'apparition des nodosités permettant la fixation et la redistribution de l'azote (Burton, 1997).

Lorsque les premiers boutons floraux deviendront visibles, mais surtout à l'apparition des premières fleurs, le développement reproductif débutera (stades 5 à 7 de l'échelle BBCH) et se terminera à l'atteinte de la maturité (stade 8 de l'échelle BBCH) (Burton, 1997; Munger *et al.*, 1997). Selon les cultivars, la croissance végétative peut se poursuivre durant ce stade (Burton, 1997). À partir de la floraison, les températures optimales pour la pollinisation et pour le remplissage des gousses varieront entre 20 et 25 °C. Lorsque 95 % des gousses auront une couleur typique (noir, brun ou fauve) et que les grains seront secs et durs, la phase reproductrice prendra fin (Burton, 1997; Munger *et al.*, 1997). Contrairement au développement végétatif fortement influencé par les conditions d'humidité, les températures, la compaction, les apports nutritifs et la nodulation, le développement reproductif dépendra surtout de la photopériode (Burton, 1997). Finalement, la sénescence (stade 9 de l'échelle BBCH) est atteinte lorsque 10 % des feuilles sont sèches ou décolorée (Munger *et al.*, 1997).

1.2.3 Groupes de maturité

Une des caractéristiques agronomiques importantes pour la production de soja est l'appartenance à un groupe de maturité (MG pour *maturity group*) précis qui représente le différentiel de sensibilité photopériodique (Cianzio, 2008). En effet, cela permet aux producteurs de connaître l'aire d'adaptation des différents cultivars de même que les probabilités d'obtenir un rendement potentiel maximal en fonction de la durée du jour et de la saison de croissance (Cianzio, 2008). En général, à l'intérieur d'un MG, il y aura une différence de huit à dix jours entre les cultivars hâtifs, intermédiaires et tardifs (Cianzio, 2008). D'ailleurs, l'utilisation de cultivars tardifs, dont les racines restent actives plus longtemps, aura un impact au niveau de la reproduction du NKS en permettant le

développement de générations supplémentaires et en favorisant une densité plus élevée au début et à la fin de la saison croissance (Hill et Schmitt, 1989; Koenning, 2000).

Dans les Amériques et en Europe, contrairement à la Chine qui utilise un autre type de classement, on classifie les cultivars selon 13 différents MG allant de MG000 (latitude de 45 °) à MGX (équateur) (ACIA, 2012). Les cultivars appartenant aux groupes MG000 et MGII évolueront mieux dans les régions à longues photopériodes et l'inverse pour les groupes MGIII à MGX (Cianzio, 2008; Hartman *et al.*, 2011). À titre d'exemple, si l'on plantait un cultivar issu du groupe MG000 dans une région à photopériode courte, les plants fleuriraient tôt dans la saison et le rendement serait médiocre (Hartman *et al.*, 2011). À l'inverse, si l'on semait un cultivar appartenant au groupe MGX dans une zone à photopériode longue, le développement végétatif serait allongé, pourrait nuire à la floraison et limiter la production de grains avant le premier gel (Hartman *et al.*, 2011). Généralement dans les régions plus au nord, on utilisera des variétés issues des groupes MG000 À MGIV ayant des génotypes à croissance indéterminée (le développement végétatif se poursuit durant la floraison) alors qu'au sud, on sélectionnera des variétés issues des groupes MGVI À MGX à croissance déterminée (le développement végétatif cesse au début de l'inflorescence) (ACIA, 2012). À l'heure actuelle, dans les états situés au nord des É.-U. et au Canada, on utilise les cultivars des groupes MG000 à MGI (Hartman *et al.*, 2011). Par contre, avec le réchauffement climatique et les nouveaux cultivars développés, certaines régions pourraient cultiver ceux du groupe MGII (Conseil canadien du soja, 2010).

1.2.4 Principales maladies, organismes et insectes nuisibles à la culture de soja

Il existe de nombreux organismes nuisibles qui ont le potentiel d'affecter le rendement des cultures de soja et de causer d'importantes pertes économiques. Étant donné l'intensification de la production et l'accroissement continu des superficies cultivées, le nombre de nouveaux organismes nuisibles et leur expansion ne cessent d'augmenter (Hartman *et al.*, 2011). En outre, la production de soja avec retour sur soja ou sur maïs une année sur deux a amplifié ce phénomène en accentuant la quantité de propagules et en simplifiant leur propagation (Hartman *et al.*, 2011). Le tableau 1.2 présente les principales maladies et organismes nuisibles récurrents dans les dix principaux pays producteurs en 1998.

Tableau 1.1 Principales maladies et organismes nuisibles du soja documentés par ordre d'importance en termes de pertes de rendement en 2006.

Rang	Nom commun	Organismes responsables	Quelques régions atteintes
1	Rouille du soja	<i>Phakospora pachyrhizi</i> et <i>Phakospora meibomia</i>	Chine, Taïwan, Inde, les Amériques.
2	Nématode à kystes du soja	<i>Heterodera glycines</i>	Asie, les Amériques, France, Nord de l'Afrique.
3	Taches brunes	<i>Septoria glycines</i>	Les Amériques.
4	Maladies des semis	<i>Rhizoctonia</i> , <i>Phythium</i> et <i>Fusarium</i> spp.	Argentine, Brésil, Canada, Chine, Indonésie, Italie, É.-U.
5	Nématodes cécidogènes, à lésions et autres	<i>Meloidogyne</i> spp., <i>Hoplolaimus</i> spp., <i>Pratylenchus</i> spp. et <i>Rotylenchulus reniformis</i> .	Argentine, Brésil, Chine, É.-U.
6	Anthraxose	<i>Colletotrichum truncatum</i>	Argentine, Bolivie, Brésil, Chine, É.-U., Indonésie, Italie, Paraguay, Thaïlande
7	Pourriture charbonneuse	<i>Macrophomina phaseolina</i>	Les Amériques, Italie.
8	Mildiou du pied	<i>Phytophthora sojae</i>	Argentine, Canada, Chine, Italie, É.-U.
9	Pourridié à sclérotos (sclérotiniose)	<i>Sclerotinia sclerotiorum</i>	É.-U., Canada, Chine, Argentine, France.
10	Mildiou	<i>Peronospora manshurica</i>	Canada, Chine, É.-U. Indonésie, Italie.
11	Maladies virales	Mosaïque du soja et nécrose annulaire du tabac	É.-U., Chine, France.
12	Graines pourpres/cercosporose	<i>Cercospora kikuchii</i>	É.-U. et Inde.
13	Pourridié fusarien du soja	<i>Fusarium</i> spp.	Bolivie, Am. du Nord, Chine, Inde, Indonésie.
14	Syndrome de la mort subite	<i>Fusarium solani</i> f. sp. <i>glycines</i>	É.-U., Argentine.
15	Pourriture brune des tiges	<i>Phialophora gregata</i>	É.-U., Canada.
16	Rhizoctone commun	<i>Rhizoctonia solani</i>	Brésil, Chine, Inde, É.-U.
16	Maladies des grains	<i>Alternaria</i> spp., <i>Cercospora</i> spp., <i>Corynespora</i> , <i>Cladosporium</i> , <i>Phomopsis</i> et <i>Fusarium</i> spp.	Am. du Sud, Chine, É.-U. et Italie.
17	Maladies bactériennes	<i>Pseudomonas savastanoi</i> pv. <i>glycinea</i> et <i>Xanthomonas axonopodis</i> pv. <i>glycines</i>	Argentine, Chine, Indonésie, É.-U.
18	Brûlure phomopsienne	<i>Diaporthe phaseolorum</i> var. <i>sojae</i>	Les Amériques, l'Asie et l'Europe.
19	Cercosporose	<i>Cercospora sojina</i>	Sud des É.-U., Brésil, Inde, Chine.
20	Complexes de diaporthes et de phomopsis	<i>Diaporthe</i> et <i>Phomopsis</i> spp.	É.-U. et Argentine.
21	Chancre des tiges	<i>Diaporthe phaseolorum</i> var. <i>caulivora</i> et var. <i>meridionalis</i>	É.-U., Argentine, France.
22	La pourriture du sud	<i>Sclerotium rolfsii</i>	Amérique du Sud
23	Oïdium (blanc) du soja	<i>Microsphaera diffusa</i>	Am. du Sud
24	Rhizoctone commun et la pourriture pythienne	<i>Rhizoctonia solani</i> et <i>Phyrium</i> spp.	É.-U., Canada, Yougoslavie.

Traduit et adapté de Burton (1997), p.178; Rioux (2003), p.102-103; Wrather *et al.* (2001), p.117; Wrather *et al.* (2010), p.3.

Ainsi, selon le tableau 1.1, les maladies et organismes ayant causé les dommages les plus importants en 2006 étaient en ordre d'importance : la rouille du soja, le NKS; la tache brune; les maladies de semis; les nématodes cécidogènes (*Meloidogyne* spp.) et à lésions (*Pratylenchus* spp.); l'anthraxose (Wrather *et al.*, 2010). Néanmoins, ces dernières années, on surveille surtout le NKS, le puceron du soja et la rouille du soja, originaires de l'Asie, puisqu'ils se sont rapidement adaptés à leur nouvel environnement (les Amériques) et que les moyens de lutte sont limités (Hartman *et al.*, 2011). Parallèlement, on surveille de près l'évolution de la maladie de la tâche rouge (*Phoma glycinicola*) qui cause actuellement de

lourdes pertes en Afrique et dont l'introduction en Amérique causerait de lourdes pertes économiques puisqu'aucune source de résistance n'a été identifiée (Hartman *et al.*, 2011).

Près d'une quarantaine d'insectes ont le potentiel de causer de lourdes pertes économiques, les plus importants sont les herbivores défoliateurs (Lépidoptères, coléoptères et orthoptères), les piqueurs-suceurs (hémiptères) et ceux s'attaquant aux grains (coléoptère et diptères) (O'Neal et Jonhson, 2010). Les espèces causant le plus de dommages sont la mouche des légumineuses (*Delia platura*), le puceron du soja (*Aphis glycines*) et la Chrysomèle du haricot (*Cerotoma trifurcata*) (Strilchuk, 2006). Toutefois, c'est *A. glycines* qui retient le plus l'attention, car depuis sa détection en 2000 aux É.-U., il a envahi 22 états producteurs de soja et trois provinces canadiennes (O'Neal et Jonhson, 2010). De plus, comme il n'a aucun ennemi naturel, le contrôle des populations s'effectue à l'aide d'insecticides causant de nombreux torts aux agroécosystèmes (Labrie, 2010). Finalement, il existe un très grand nombre d'espèces de mauvaises herbes qui causent des pertes économiques élevées (Strilchuk, 2006).

1.3 Importance économique du soja

Vu l'intensification de la production de soja, les contraintes biotiques et abiotiques à sa croissance augmenteront dans le futur et auront des impacts économiques variant selon les régions (Hartman *et al.*, 2011). Ainsi, cette section abordera la situation économique actuelle et future en insistant sur l'impact économique des ravageurs et des CC dans les pays producteurs.

1.3.1 Principaux producteurs mondiaux de soja

Comme indiqué dans le tableau 1.2, en 2011, 96,8 % de la production mondiale de soja a été assurée par seulement dix pays : les É.-U., le Brésil, l'Argentine, la Chine, l'Inde, le Paraguay, le Canada, la Bolivie, l'Ukraine et la Russie (FAOSTAT, 2013b).

Tableau 1.2 Dix principaux pays producteurs de soja en 2011.

Pays	Production (t. m.)	Total de la production mondiale (%)
États-Unis	83171600	31,9
Brésil	74815400	28,7
Argentine	48878800	18,7
Chine	14485105	5,6
Inde	12282000	4,7
Paraguay	8309790	3,2
Canada	4246300	1,6
Bolivie	2299860	0,9
Ukraine	2264400	0,9
Russie	1756010	0,7
-	252509265	96,8

Source : FAOSTAT, 2013 b.

Autrefois, la production de soja était largement dominée par la Chine, mais depuis les années 1950, les É.-U. sont devenus les principaux producteurs (Hymowitz, 1970). D'ailleurs, d'ici 2017, le Brésil pourrait devenir le plus grand producteur de soja au monde (Dwevedi et Kayastha, 2011) et en 2030, l'Argentine pourrait prendre la tête (Masuda et Goldsmith, 2009).

1.3.2 Situation actuelle et future

En réponse à la demande mondiale croissante de soja pour la consommation humaine et animale, la production annuelle ne cesse d'augmenter (Dwevedi et Kayastha, 2011). Précisément, en cinquante ans (1961-2011), la production de soja a augmenté d'environ 970 % (26,8 Mt à 260,9 Mt) à travers le monde (FAOSTAT, 2012a). D'ailleurs, en concomitance avec la croissance de la production, les prix ont également progressé pour atteindre 540 USD/t en 2011 (Thoenes, 2011) et 591 USD/t en 2012 (YChart, 2013). Ces augmentations tiennent principalement du fait que la demande d'exportation pour les produits de consommation et celle pour la transformation en biogaz ont augmenté (Dwevedi et Kayastha, 2011). Par exemple, pour la seule année 2007-2008, le volume d'exportation de soja a augmenté de 32 % mondialement (importé principalement par la Chine et l'Inde) et l'utilisation de l'huile pour la production de biogaz a respectivement augmenté de 187 %, 208 % et 101 % en Argentine, au Brésil et aux États-Unis (Dwevedi et Kayastha, 2011).

Afin d'atteindre une telle augmentation, les producteurs ont dû augmenter les superficies cultivées en substituant les cultures (p. ex. en remplaçant les tournesols en Argentine), en transformant les pâturages (p. ex. le Mato Grosso au Brésil) et par la déforestation (p. ex. le Cerrado au Brésil) (Masuda et Goldsmith, 2009). Durant la période 1961-2011, les

superficies cultivées ont connu une augmentation de plus de 432 % (23,8 Mha à 102,9 Mha) (FAOSTAT, 2013b). De plus, les producteurs ont dû augmenter leur rendement en investissant dans les technologies et dans la recherche scientifique et depuis 1961, le rendement a augmenté de 224 % (1,13 t/ha à 2,53 t/ha) (FAOSTAT, 2013b; Masuda et Goldsmith, 2009).

Par contre, comme les superficies cultivables non cultivées deviennent de plus en plus rares, que l'on prévoit un ralentissement des améliorations génétiques augmentant le rendement et que l'on anticipe divers changements au sein des agroécosystèmes causés par les CC, on s'attend à une baisse de la production (Dwevedi et Kayastha, 2011; Streck, 2005). Ainsi, l'augmentation de la demande dans le futur aura un impact important sur les prix. En appui avec cette affirmation, en 2007-2008, la demande mondiale de soja a dépassé la production ce qui a fait augmenter les prix à la tonne de 50 % et limité les possibilités d'achat dans les pays en développement (Dwevedi et Kayastha, 2011; Graziano Da Silva, 2012). Sachant que le soja est la source végétale de protéine la plus importante, les impacts d'une montée des prix pourraient être critiques pour le développement humain (Graziano Da Silva, 2012). D'ailleurs, on évalue que la production de soja devrait augmenter annuellement de 2,2 % pour atteindre 371,3 Mt d'ici 2030, afin de satisfaire la demande mondiale (Masuda et Goldsmith, 2009). Ainsi, les superficies cultivées devraient atteindre 140,9 Mha en 2030 et être 1,5 fois plus vastes qu'en 2007 (94,1 Mha) (Masuda et Goldsmith, 2009). De façon plus négligeable, l'augmentation du rendement devrait contribuer à cette hausse et passer de 2,313 t/ha à 2,636 t/ha mondialement (Masuda et Goldsmith, 2009). Cependant, ces projections ne tiennent pas compte de contraintes telles que la dégradation des sols, les CC et les invasions biologiques qui limiteront la production de soja dans le futur (Ruttan, 2002). Également, ils ne tiennent pas compte de l'augmentation de la population sur terre : on prédit qu'il y aura entre neuf et dix milliards de personnes sur terre en 2050 (Ruttan, 2002). Par conséquent, même si la tendance se maintient quant à l'augmentation des superficies et du rendement, il n'est pas certain que la demande future sera satisfaite.

1.3.3 Pertes économiques attribuables aux changements climatiques

Les pertes économiques globales attribuables aux CC sont difficilement quantifiables puisque ceux-ci auront des effets variés selon les régions et les cultivars semés (Antle, 2008;

Lewis et Witham, 2012; Reilly *et al.*, 2007). À titre d'exemple, durant l'été 2010, l'Inde et le Népal ont dû affronter des pluies diluviennes, l'Italie des pluies abondantes, les États-Unis d'importantes sécheresses et la Russie des événements climatiques sévères les forçant à suspendre les exportations (Matsumura et Sugimoto, 2011). Indéniablement, les CC auront un effet important sur les rendements agricoles et cela nuira à la production alimentaire mondiale, à l'économie et au développement humain (Matsumura et Sugimoto, 2011).

Selon Matsumura et Sugimoto (2011), d'ici 2050, parmi les principaux pays producteurs de 2011, seuls les É.-U., la Chine, l'Inde et le Canada ne devraient pas être notablement affectés par les CC. À l'inverse, le Brésil, l'Argentine, le Paraguay, l'Ukraine et la Russie devraient connaître d'importants ralentissements de leur productivité due à la hausse des températures et à l'augmentation des pluies qui pourraient favoriser la prévalence des maladies et limiter la performance des cultivars (Juroszek et Von Tiedemann, 2013; Matsumura et Sugimoto, 2011; Sreck, 2005). Ainsi, ces pays pourraient subir des pertes économiques importantes et les exportations mondiales pourraient diminuer drastiquement malgré la forte demande.

Par ailleurs, il est reconnu que l'ozone troposphérique (O_3), en entrant par les stomates de la plante lors de la respiration, réduit la photosynthèse et nuit à d'importants processus physiologiques qui inhibent la croissance (Jancovicy, 2003). Par conséquent, la plante affaiblie pourrait être plus susceptible aux maladies et aux insectes, dont le NKS (Boland *et al.*, 2004). C'est pourquoi Avnery *et al.* (2011) ont décidé de mener une recherche focalisant sur l'impact de l'augmentation de l' O_3 sur le soja et ont tenté de quantifier les pertes économiques potentielles d'ici 2030. Leur recherche reposait sur deux scénarios du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (GIEC), A2 (le moins optimiste) et B1 (le plus optimiste) qui représentent les limites minimales et maximales des émissions d' O_3 (Avnery *et al.*, 2011). Selon le scénario A2, les pertes de rendement dans le soja équivaldraient à 28 à 37 millions de tonnes (Mt) mondialement et les pays les plus touchés seraient les É.-U. (pertes de 13-18 Mt), la Chine (7,7-10 Mt) et le Brésil (1,8-5,7 Mt) (Avnery *et al.*, 2011). Selon le scénario B1, les pertes mondiales de rendement dans le soja seraient de 17 à 29 Mt (Avnery *et al.*, 2011). Les pertes de rendement les plus fortes seraient toujours aux É.-U. (7,3-12 Mt), en Chine (6,2-6,5 Mt) et au Brésil (0,9-4,6 Mt) (Avnery *et al.*, 2011).

Bref, les pertes économiques mondiales découlant de la hausse des températures, des pluies et des concentrations d'O₃ troposphérique seront importantes dans le futur. Toutefois, elles pourraient avoir des impacts régionaux plus marqués et modifier tangiblement de nombreuses interactions et rétroactions biotiques et abiotiques, ainsi ces pertes sont peut-être mal évaluées. Tout de même, comme le prévoyait le rapport de 2007 du second groupe de travail du GIEC, le prix du soja tout comme les déficits alimentaires dans certains pays en développement devrait augmenter dans le futur (Easterling *et al.*, 2007).

1.3.4 Pertes économiques dues aux maladies, insectes et mauvaises herbes

Depuis toujours, les productions agricoles mondiales sont affectées par des organismes nuisibles, mais l'évolution et la dispersion de ceux-ci se faisait à un rythme assez lent pour le développement de stratégies phytosanitaires (Oerke, 2006). Ces systèmes reposent sur des pratiques culturales (choix de cultivar, rotation, etc.) et des mesures de contrôle physique (désherbage mécanique, etc.), biologique (utilisation d'antagonistes et de prédateurs, etc.) et chimique (herbicide, pesticides, etc.) qui ont permis de réduire considérablement les pertes de rendement et économiques (Oerke, 2006). Toutefois, les impacts indirects des CC sur la vigueur et la virulence des invasions biologiques qui causeront de lourdes pertes économiques constituent de nouvelles menaces (Lewis et Witham, 2012; Luck *et al.*, 2011; Walther *et al.*, 2009). En effet, certains organismes nuisibles, pathogènes et mauvaises herbes seront avantagés par la modification des conditions environnementales nécessaires à la complétion de leur cycle de vie ou pour causer la maladie (Boland *et al.*, 2004; Gagnon *et al.*, 2011; Patterson *et al.*, 1999).

C'est dans cette optique que les répercussions économiques des invasions biologiques dans les principaux pays producteurs ont été quantifiées à l'intérieur de nombreux travaux (Wrather *et al.*, 1997, 2001, 2003, 2010; Wrather et Koenning, 2006). D'ailleurs, Wrather *et al.* (1997, 2001, 2010) ont évalué les pertes totales de rendement dans les principaux pays producteurs de soja pour les années 1994, 1998 et 2006 (tableau 1.3).

Tableau 1.3 Pertes économiques imputables aux principales maladies du soja dans les principaux pays producteurs en 1994, 1998 et 2006.

Rang	Pays (1994)	Production mondiale totale (%)	Perte/production totale (%)	Pertes (M\$ USD)	Pays (1998)	Production mondiale totale (%)	Perte/production totale (%)	Pertes (M\$ USD)	Pays (2006)	Production mondiale totale (%)	Perte/production totale (%)	Pertes (M\$ USD)
1	É.-U.	50,2	7,3	1094,3	É.-U.	46,58	18,72	3095,7	É.-U.	39,2	12,8	2451,3
2	Brésil	18,3	23,1	1269,5	Brésil	19,55	20,09	1284,9	Brésil	23,6	16,6	1918,4
3	Chine	11,7	16,1	569,9	Argentine	11,70	8,22	308	Argentine	18,3	11,7	1047,7
4	Argentine	8,6	10,5	272,2	Chine	9,46	22,78	678	Chine*	7,0	66,8	6874,9
5	Inde	2,9	10,7	92,6	Inde	4,46	53,85	676,8	Inde	4,0	9,3	181,6
6	Canada	1,6	3,1	15,2	Paraguay	1,78	16,39	112	Paraguay	1,7	13,7	114,7
7	Paraguay	1,3	13,1	51,9	Canada	1,71	6,10	37,7	Canada	1,6	10,4	79,5
8	Indonésie	1,1	0,0	0,15	Indonésie	0,82	9,83	32,5	Bolivie*	0,7	64,9	661,5
9	Italie	0,4	8,5	3,1	Italie	0,77	19,87	6,7	Ukraine	0,4	-	-
10	Bolivie	0,5	2,0	10,3	Bolivie	0,70	2,53	57	Russie	0,4	-	-
Total	-	96,7	11,6	3379,15	-	97,53	19,00	6289,3	-	96,8	13,8	13329,6

* Calculés sur la base des rendements anticipés (rendements finaux + pertes).

Sources : FAOSTAT, 2013b; Wrather *et al.*, 1997, p.109; Wrather *et al.*, 2001, p.118; Wrather *et al.*, 2010, p.3).

Selon le tableau 1.3, les pertes totales de rendement pour ces pays équivalaient à 11,6 %, 19 % et 13,8 % de la production totale (environ 15, 28,5 et 30 Mt) en 1994, 1998 et 2006 respectivement. Par conséquent, les pertes économiques totales (évaluées à 220,50 \$ US/t) ont été de 3,85 G\$ US94, de 6,29 G\$ US98 et de 13,3 G\$ US06 pour les principaux pays producteurs (Wrather *et al.*, 1997, 2001, 2010). L'année 1998 a été la pire en termes de pertes de production (19 %) et il semble que celles de 2006 aient été amplifiées par les fortes pluies qui ont favorisé la prolifération de champignons pathogènes dans de nombreux pays (Wrather *et al.*, 2010).

Par ailleurs, selon Wrather *et al.* (1997, 2001, 2010), depuis 1994, quatre maladies et organismes nuisibles (le NKS, la tache brune, la pourriture charbonneuse et le pourridié sclérotique) causent continuellement de fortes pertes de rendement (44 % (1994), 53 % (1998) et 27 % (2006) des pertes totales). Cependant, selon Wrather *et al.* (2010), le NKS serait toujours l'organisme causant les plus lourdes pertes économiques aux É.-U. et au Canada et arriverait au second rang, derrière la rouille du soja, en Chine et au troisième rang, au Brésil. En outre, depuis 2006 on surveille activement de nouveaux organismes qui causent de fortes pertes : la rouille du soja (*Phakopsora pachyrhizi*) et les nématodes cécidogènes (*Meloidogyne spp.*) et à lésions (*Pratylenchus spp.*) (Wrather *et al.*, 2010).

Oerke (2006) a aussi évalué (période 2001-2003) les pertes de rendement mondiales attribuables à la présence de mauvaises herbes, d'organismes nuisibles (arthropodes,

nématodes, rongeurs, oiseaux, limaces et escargots) et de pathogènes (champignons et bactéries). Selon ce dernier, les pertes de rendement dans le soja causées par les mauvaises herbes ont été de 7,5 % (18,36 Mt), par les organismes nuisibles de 8,8 % (21,54 Mt), par les pathogènes de 8,9 % (21,78 Mt) et par les virus de 1,2 % (2,93 Mt). À titre comparatif, si l'on reprend la valeur des pertes imputables aux maladies de 220,50 \$ US et utilisée par Wrather *et al.* (1997 et 2001, 2010), ces pertes se chiffrent à 4,05 G\$ US pour les mauvaises herbes, à 4,75 G\$ US pour les organismes nuisibles, à 4,8 G\$ US pour les pathogènes et 646 M\$ US pour les virus. Un coup d'œil rapide aux pertes économiques estimées par Wrather *et al.* (1997 et 2001, 2010) et par Oerke (2006), nous indique qu'en général les mauvaises herbes, organismes nuisibles et pathogènes causent autant de dommages au soja. Ainsi, avec l'accentuation des CC, on pourrait s'attendre à voir ces pertes s'aggraver.

1.4 Impacts des changements climatiques sur la biologie du soja et les conditions de croissance

Selon le GIEC, les principales conséquences des CC seront la hausse des températures, la hausse des gaz à effet de serre (H_2O , CO_2 , CH_4 , N_2O , O_3 et autres gaz fluorés), la hausse des précipitations et l'augmentation des événements climatiques extrêmes (GIEC, 2007). Étant donné l'étroite relation entre ces composantes du climat et l'agriculture, de nombreuses recherches ont été menées afin de connaître l'impact de celles-ci sur la croissance et le rendement du soja (Avnery *et al.*, 2011; Koti *et al.*, 2006; Morgan *et al.*, 2003; Ziska et Bunce, 1995). En fait, la plupart des études démontrent que les impacts directs des CC sur les agroécosystèmes se refléteront principalement par le décalage des zones de production et par la modification du rendement potentiel des cultures puisqu'il est déterminé par le climat, par le niveau de CO_2 et par les caractéristiques des plantes cultivées (Adams *et al.*, 2001; Avreny *et al.*, 2011; Fuhrer, 2003). Sans compter que le rendement potentiel sera également affecté indirectement par les CC qui modifieront les facteurs limitant le rendement (humidité du sol, disponibilité des nutriments, efficacité des cultivars, dynamiques des organismes nuisibles, etc.) (Fuhrer, 2003). C'est pourquoi cette section présentera de façon plus précise comment ces changements modifieront la production.

1.4.1 Impacts de l'augmentation des températures sur la croissance et le rendement des cultures de soja

L'augmentation des températures mondiales prévues par le GIEC (2007) d'ici 2100 est de l'ordre de 1,1 à 6,4 °C. Cette hausse des températures aura des effets dévastateurs au niveau des tropiques puisque le soja y est dans la limite extrême de son aire de distribution relativement aux MG disponibles (IX et X) (Thuzar *et al.*, 2010). À l'inverse, dans les régions tempérées, il sera possible de choisir des cultivars à travers d'autres MG. Cependant, malgré le choix des cultivars, ces régions ne seront pas plus à l'abri des événements météorologiques extrêmes tels que des vagues de chaleur (GIEC, 2007). À cet effet, on a démontré que le rendement du soja augmentait lorsque les températures variaient entre 18/12 °C (jour/nuit) et 26/20 °C, mais qu'il décroissait au-delà de 26/20 °C (Sionit *et al.*, 1987; Thuzar *et al.*, 2010). Ainsi, le maintien de températures élevées sur plusieurs jours pourrait causer de fortes pertes. De plus, selon une étude menée aux É.-U. par Schlenker et Roberts (2009), la température critique du soja serait de 30 °C, sous cette température il y aurait une augmentation du rendement, mais au-delà il y aurait une diminution. D'ailleurs, en appliquant le meilleur scénario climatique B1 (hausse de 1,8 °C (1,1-2,9 °C)) et le pire A1F1 (hausse de 4 °C (2,4-6,4 °C)), Schlenker et Roberts (2009) ont découvert une baisse du rendement potentiel du soja de 33 % et de 71 % respectivement. Sans compter que selon Dornbos et Mullen (1991), une hausse des températures de 29/20 °C (jour/nuit) à 34/20 °C durant le remplissage des gousses réduirait de façon importante le rendement potentiel final puisque cette hausse modifierait les processus reproductifs (organes reproducteurs et production de pollen) (Thuzar *et al.*, 2010).

1.4.2 L'impact de la hausse du CO₂ sur la culture du soja

Les plantes ayant un métabolisme de type C3 sont limitées par les concentrations actuelles de CO₂ et une hausse avoisinant les 800 à 1000 ppm (partie par million) stimulera la photosynthèse donc le soja est susceptible d'en bénéficier (Ainsworth *et al.*, 2002; Fuhrer, 2003; Ziska et Bunce, 1995). D'ailleurs, si les prédictions climatiques du GIEC (2007) se réalisent, les concentrations de CO₂ devraient atteindre 600 à 1550 ppm d'ici 2100 alors, le rendement du soja devrait augmenter. Cependant, il existe de nombreuses contradictions à ce sujet. En effet, pour un même cultivar (cv. Bragg), Prior et Rogers (1995) ont découvert que le doublement des concentrations de CO₂ n'avait pas stimulé l'accroissement de la

matière sèche durant la phase végétative donc, le rendement ne fut que 7 % plus élevé que la normale. Pour leur part, Allen *et al.* (1991) ont découvert que pour le cv. Bragg, le doublement des concentrations de CO₂ avait favorisé l'accumulation de matière sèche (45 %) durant la phase végétative et que le rendement était 20 % plus élevé que la normale. Ainsi, la réponse à l'augmentation des niveaux de CO₂ serait directement liée à la variation génotypique du cultivar semé et aux pratiques culturales (Ainsworth *et al.*, 2002).

D'autre part, l'effet combiné de la hausse des températures et du CO₂ démontre qu'il aura des conséquences négatives sur le rendement du soja. En effet, Ziska et Bunce (1997) ont démontré qu'une hausse de 25 à 35 °C et des concentrations de CO₂ a un effet positif sur la photosynthèse au niveau foliaire. Par contre, à l'échelle du plant, ces hausses ont réduit la photosynthèse et la production de biomasse (Ziska et Bunce, 1997). Ce phénomène s'expliquerait en partie par l'ombre créée par les feuilles qui limiteraient le passage de la lumière faisant diminuer le nombre de ramifications tout comme le nombre de gousses donc, le rendement (Ziska et Bunce, 1997). Cependant, l'O₃ pourrait modifier les impacts des CC.

1.4.3 Les impacts de la hausse des concentrations d'ozone troposphérique (O₃) sur la biologie du soja

En parallèle avec la hausse des concentrations de CO₂, le niveau d'oxyde nitreux (NO_x), gaz à la base de la formation de l'O₃ troposphérique, augmente globalement (Morgan *et al.*, 2003). Ainsi, on prévoit une hausse de l'O₃ troposphérique dans les zones urbaines, mais également rurales environnantes qui altéreront la photosynthèse, la croissance et le rendement du soja (Morgan *et al.*, 2003). Une exposition aiguë de quelques heures à des concentrations de plus de 120 ppb (partie par milliard) aura pour effet initial de réduire la photosynthèse puis de causer la mort des cellules qui se manifestera par des lésions nécrosées à la surface du plant (Morgan *et al.*, 2003). En outre, à long terme, une exposition à des concentrations supérieures à 70 ppb causera une diminution de 35 % du système foliaire et de 24 % du rendement (Morgan *et al.*, 2003). En fait, même une exposition à des concentrations inférieures à 60 ppb causera une diminution significative de la production de biomasse et de grains à cause de la diminution de la photosynthèse (Morgan *et al.*, 2003). Les séquelles causées par ce type d'exposition augmenteront en concomitance avec la progression des stades de croissance avec un minimum d'impact durant la phase végétative

et un maximum durant le remplissage des gousses (Morgan *et al.*, 2003). Par contre, la hausse des concentrations de CO₂ pourrait atténuer les effets négatifs de l'O₃ troposphérique en réduisant son absorption, car le CO₂ diminuera la conductance stomatique (Morgan *et al.*, 2003). De même, on pense que l'augmentation des températures et des radiations UVB pourraient également réduire les effets négatifs de l'exposition à l'O₃ (Kakani *et al.*, 2003).

1.4.4 Les impacts de l'augmentation du rayonnement UVB sur la biologie du soja

Le réchauffement climatique accentuera la diminution de la couche d'ozone et par conséquent augmentera les rayonnements UVB à la surface terrestre (Allen, 2004). La hausse du rayonnement UVB (longueur d'onde entre 315-280 nm) sur les zones agricoles mondiales aura pour effet de modifier la biologie et la croissance du soja (Kakani *et al.*, 2003). En effet, il est prévu que globalement la radiation d'UVB au-dessus des zones agricoles augmentera de 6 à 14 % (entre 2 et 12 kJ/m²/j) en comparaison avec celle d'avant 1980 (United Nation Environment Program (UNEP), 2002). Cependant, la radiation d'UVB variera selon les concentrations d'O₃ stratosphérique et les régions. Par exemple, durant la saison de croissance du soja, il variera de 4 à 11 kJ/m²/j au-dessus de la ceinture de maïs aux É.-U. et en moyenne de 8,85 kJ/m²/j au-dessus des surfaces agricoles chinoises (Kakani *et al.*, 2003). Étant donné que l'on ne prévoit pas atteindre les concentrations d'avant 1970 d'ici 2050, les répercussions sur le soja pourraient être importantes. En effet, selon Kakani *et al.* (2003), on pourrait observer des changements au niveau de l'expression des phénotypes des cultivars de soja liés à la hausse des niveaux d'UVB. Ainsi, la hausse du rayonnement UVB, pourrait faire varier la taille des plants entre -44 et +21 %, la surface foliaire entre -87 et +186 %, le poids total de matières sèches entre -45 et +64 % et le rendement potentiel entre -41 et +46 % selon le cultivar (Kakani *et al.*, 2003).

1.4.5 Impacts potentiels de la hausse des événements climatiques et météorologiques extrêmes sur la survie du soja

Enfin, selon le GIEC (2007) on peut s'attendre à ce qu'il y ait une augmentation des événements climatiques et météorologiques extrêmes. Évidemment, le soja comme les autres cultures subira de nombreux stress et y répondra différemment selon le type d'évènement et le cultivar (Lewis et Wittham, 2012). En général, des épisodes de

sécheresse causeront des stress hydriques qui réduiront le rendement du soja (Lewis et Wittham, 2012). Les pluies torrentielles, inondations et forts vents favoriseront la verse du soja, qui elle, accentuera la hausse de l'humidité qui peuvent favoriser l'apparition de maladies fongiques limitant le rendement et la qualité des grains (Lewis et Wittham, 2012; Luck *et al.*, 2011). Finalement, les ondes de tempête et la hausse du niveau marin pourraient faire disparaître des zones agricoles côtières et contaminer les eaux souterraines par le sel et ainsi limiter les régions cultivables de soja (Lewis et Wittham, 2012).

1.4.6 Les conséquences des changements climatiques sur les populations d'insectes, les maladies et les mauvaises herbes pour la production de soja

Les CC favoriseront la récurrence et la gravité des maladies, des invasions d'insectes et la compétition avec les mauvaises herbes (Lewis et Witham, 2012). La combinaison des températures, de l'humidité et des concentrations CO₂ et d'O₃ troposphérique affectera le succès des invasions d'insectes, le niveau de dommages causés par les organismes nuisibles et la présence des mauvaises herbes (Lewis et Witham, 2012).

En général, chez la plupart des insectes, l'élévation des températures affectera le taux de mortalité, de fécondité et de croissance; modifiera les patrons de dispersion et de migration; perturbera les synchronisations plantes hôtes/insectes; permettra la survie hivernale (Bale *et al.*, 2002; Porter *et al.*, 1991). Également, l'augmentation du nombre de degrés jours (DJ) fera augmenter le nombre de générations par saison de croissance (Porter *et al.*, 1991). Il existe des incertitudes quant à l'impact de l'élévation des concentrations de CO₂ et d'O₃ troposphérique puisque le premier fera diminuer les concentrations d'azote dans les feuilles et augmenter la teneur en glucides dans les tissus, tous deux connus pour augmenter l'herbivorie, mais l'ozone aura l'effet inverse sur la composition de la feuille (Fuhrer, 2003). Ainsi, il est possible que certaines populations d'insectes augmentent, mais les effets varieront selon la plasticité de l'insecte et de l'espèce (Bale *et al.*, 2002; Fuhrer, 2003).

En général, il est reconnu que la hausse des températures et de l'humidité favoriseront l'initiation et le développement des maladies causées par les champignons et oomycètes en accélérant la germination et en accentuant la prolifération des spores (Boland *et al.*, 2004; Gagnon *et al.*, 2011; Luck *et al.*, 2011). Également, la hausse des événements climatiques et

météorologiques extrêmes accentuera la dispersion des spores. Par exemple, la dispersion des spores de *Phakospora pachyrhizi* (champignon causant la rouille asiatique du soja) en Amérique du Nord, a été causée par l'ouragan Ivan qui a traversé le golfe du Mexique en 2004 (Luck *et al.*, 2011). Concernant l'impact de la hausse du CO₂ et de l'O₃, Eastburn *et al.* (2010) ont étudié leurs impacts sur les maladies causées par les champignons *Septoria glycines* et *Fusarium virguliforme* ainsi que par l'oomycète *Peronospora manshurica*. Les résultats ont démontré que des niveaux élevés de CO₂ et d'O₃ modifient la densité de la canopée de même que l'âge des feuilles qui en retour influencent l'expression de la maladie (Eastburn *et al.*, 2010). Ainsi, de fortes concentrations de CO₂ réduiraient les effets négatifs causés par *P. manshurica* (Eastburn *et al.*, 2010). L'effet combiné ou non du CO₂ avec de fortes doses d'O₃, n'augmenteraient pas les effets négatifs causés par *S. glycines*, de même que ni la hausse de CO₂ ni celle d'O₃ n'influenceraient l'intensité des dommages causés par *F. virguliforme* (Eastburn *et al.*, 2010). Par conséquent, les réponses au CO₂ et O₃ différeront selon les espèces, ce qui compliquera la gestion.

Peu de recherches ont porté spécifiquement sur l'impact des CC sur les maladies du soja causées par des bactéries. Toutefois, selon Boland *et al.* (2004), le taux de survie des bactéries survivant dans les débris pourrait augmenter si les hivers deviennent plus doux et plus courts donc l'inoculum sera plus élevé au printemps et cela pourrait accentuer l'intensité des maladies. Sachant que deux des plus importantes bactéries du soja (*Pseudomonas syringae* pv. *glycinea* et *Xanthomonas axonopodis* (syn. *campestris*) pv. *glycines*) survivent toutes deux l'hiver dans les débris, leurs impacts en tant qu'inoculum de départ pourraient s'intensifier avec les CC (Giesler, 2011).

Par ailleurs, l'impact des CC sur l'intensité des dommages occasionnés au soja par les virus est étroitement liée à la survie hivernale des plantes hôtes, alternatives ou des vecteurs de transmission (Boland *et al.*, 2004). Cela signifie que les CC pourraient favoriser la survie hivernale des principaux vecteurs de transmission du virus de la mosaïque du soja, par exemple, le puceron du soja (*Aphis glycine*), et en retour donner lieu à une augmentation des impacts de la maladie (Cui *et al.*, 2011). Sans compter que selon Cui *et al.* (2011), le réchauffement climatique pourrait également accroître le nombre d'infections synergétiques

du virus de la mosaïque du soja avec d'autres virus (*Bean pod mottle virus*, etc.) et favoriser l'émergence de souches plus virulentes.

Concernant les effets des CC sur les nématodes dont le NKS, Boland *et al.* (2004) croient que la hausse des températures du sol favorisera un taux de développement plus rapide, donc un plus grand nombre de générations par saison affectant le rendement. Également, ils croient que l'effet conjoint des CC avec la présence de NKS pourraient accentuer les stress hydriques des plants de soja durant les vagues de chaleur et accroître la mortalité (Boland *et al.*, 2004). D'un autre côté, l'augmentation des événements climatiques et météorologiques extrêmes tels que de fortes pluies, tempêtes accompagnées de forts vents, tornades, ouragans et autres pourraient accentuer la dispersion des kystes de nématodes accrochés aux particules de sol (Boland *et al.*, 2004). Ainsi, l'augmentation de ce type d'événements couplée aux CC pourrait favoriser l'introduction du NKS dans de nouvelles aires géographiques.

En outre, les pertes causées par les mauvaises herbes pourraient être accentuées par les CC (Fuhrer, 2003). Les conséquences directes et indirectes de la hausse des températures, des pluies, du CO₂ et de l'O₃ troposphérique se traduiront par la modification du taux de croissance ou de la *fitness* des mauvaises herbes, donc de leur habileté à entrer en compétition avec le soja (Fuhrer, 2003). À ce propos, Ziska a publié une étude en 2000 qui a démontré que la présence de mauvaises herbes sera accentuée par la hausse des concentrations de CO₂ et que leur présence réduira l'habileté du soja à s'adapter à ceux-ci. Par conséquent, les mauvaises herbes seront de meilleures compétitrices et parviendront à mieux exploiter les ressources et assimiler le carbone que le soja (Ziska, 2000).

En somme, la plupart des dommages causés par les insectes, maladies, nématodes et mauvaises herbes seront exacerbés par les CC. C'est pourquoi l'identification de cultivars qui maximisent le potentiel photosynthétique en fonction de la hausse des températures, des concentrations de CO₂, d'O₃, des UVB et des événements climatiques extrêmes est importante afin de limiter les pertes de rendement (Kakani *et al.*, 2003; Morgan *et al.*, 2003; Ziska *et al.*, 1998). Il en va de même pour le développement de cultivars résistants aux maladies et aux insectes afin de maintenir et d'augmenter les rendements (Fuhrer, 2003).

Chapitre 2

Le nématode à kyste du soja (*Heterodera glycines* Ichinohe)

Dès le début du 20^{ième} siècle, on commence à rapporter en Chine et au Japon des dommages s'apparentant à des taches jaunes (Riggs, 1977). En 1952, au Japon, Ichinohe identifie le nématode à kyste du soja (*Heterodera glycines*) comme étant le responsable de ces dommages (Riggs, 2004). Depuis, sa présence a été confirmée dans la majorité des pays producteurs de soja (Riggs, 1977).

Dès l'instant où l'on a associé la présence du NKS à d'importantes pertes de rendement, on a développé des programmes de contrôle afin de limiter la diminution du rendement et sa propagation (Niblack et Chen, 2004; Yu, 2011). Malgré cela, le NKS continue de se propager à un rythme grandissant. D'ailleurs, on explique cette situation principalement par le fait que le NKS possède un niveau de spécialisation très élevé lui permettant de s'adapter facilement à différentes niches écologiques (Schmitt, 2004). En effet, il parvient à se reproduire sur un grand nombre d'hôtes, il présente une forte plasticité phénotypique, il réussit à se synchroniser avec son hôte et il possède plusieurs mécanismes assurant sa survie sous diverses conditions environnementales (Klink *et al.*, 2013; Schmitt, 2004).

Étant donné l'importance que revêt le NKS pour la production mondiale de soja, ce chapitre vise à fournir une synthèse des différents éléments pouvant intervenir sur sa biologie, sur ses interactions avec le soja et son milieu et sur les moyens de contrôle existants et à venir.

2.1 Histoire et distribution géographique du nématode à kyste du soja

À l'origine, de nombreux organismes nuisibles, dont le NKS, ont coévolué avec le soja en Chine (Colgrove et Niblack, 2008; Niblack *et al.*, 2006; Yu, 2011). L'introduction de ces organismes dans de nouvelles régions productrices de soja cause aujourd'hui de lourdes pertes économiques puisque leurs prédateurs naturels n'y sont pas présents (Niblack *et al.*, 2006; Riggs, 1977). Afin d'illustrer la progression mondiale du NKS, cette section s'attardera à présenter brièvement l'histoire de l'introduction et sa distribution actuelle.

Tel que mentionné au chapitre précédent, le soja aurait été introduit dans les pays du Sud et du Sud-Est asiatique depuis la Chine, le Japon et la Corée via la route de la soie (Lal et Lal, 2005). Toutefois, l'introduction de cette légumineuse s'est accompagnée de celle du NKS à travers de nombreux pays asiatiques (Lal et Lal, 2005). À l'heure actuelle, en Asie, *H. glycines* a été identifié en Chine, en Indonésie (Java), en Inde, au Japon, en Corée du Nord et du Sud, en Mongolie, à Taïwan et en Inde, dans l'état Madhya Pradesh (CABI, 2013; Lal et Lal, 2005, Subbotin *et al.*, 2010). En revanche, le NKS serait absent ou non détecté au Bangladesh, au Bhoutan, aux Maldives, au Myanmar (Birmanie), au Népal, au Pakistan et au Sri Lanka (Lal et Lal, 2005). En Asie de l'Ouest, seul l'Iran a dépisté la présence du NKS en 1999 dans les provinces de Golestan et de Mazandaran (Tanha Maafi *et al.*, 2008). En Europe, on a détecté le NKS dans les régions de l'Extrême-Orient et d'Amur en Russie ainsi qu'en Italie, à proximité de Pavia (Organisation Européenne et Méditerranéenne pour la Protection des Plantes (OEMPP), 2009b; Subbotin *et al.*, 2010). Finalement, l'Égypte serait le seul pays du continent africain où le NKS a été détecté dans les racines de la fève à cornille (*Vigna unguiculata* var. *unguiculata*) et sur celles de plants de soja qui étaient cultivés sur certaines îles du Nil (Riggs, 1977).

Le NKS a été détecté pour la première fois aux É.-U. en 1954, en Caroline du Nord, dans une région où l'on cultivait des plantes à bulbes (Riggs, 1977; Subbotin *et al.*, 2010). D'ailleurs, on croit qu'à l'origine, le NKS aurait été introduit à l'intérieur de bulbes importés du Japon (Riggs, 1977 et 2004). Depuis, le NKS a été détecté dans près de 29 états américains, dont Puerto-Rico (National Agricultural Pest Information System (NAPIS), 2013; Smith et Chavarria-Carvajal, 1999). Suivant l'expansion du soja vers le nord, le NKS a été détecté la première fois au Canada en 1987, dans le comté de Kent en Ontario (Yu, 2011). Depuis, il a été détecté et identifié dans 18 autres comtés (Yu, 2011). Durant l'été 2013, il a également été détecté à Saint-Anicet (45°4'50.51"N, 74°21'18.56"W), dans la région de la Montérégie, au Québec (Mimee *et al.*, sous presse).

Finalement, en 1982, Gómez-Tovar et Medina détectaient pour la première fois la présence du NKS dans des champs de soja et de haricot commun (*Phaseolus vulgaris*) en Colombie (CABI, 2013). Depuis, le NKS a été détecté dans cinq autres pays d'Amérique du Sud : en Équateur, au Brésil (Minas Gerais), en Argentine (Córdoban et Santa Fe) au Paraguay et en

Bolivie. Cependant, il serait absent au Chili (CABI, 2013; Centuri n *et al.*, 2004; Doucet et Lax, 1999; Noel *et al.*, 1994; OEMPP, 2008; OEMPP, 2009a).

2.2 Impacts observ s dans les principaux pays producteurs aux prises avec le NKS.

Comme vue pr c demment, la distribution du NKS chevauche parfaitement celle des r gions productrices de soja et est dor navant une esp ce invasive dans de nombreux pays tout en causant de lourdes pertes de production et  conomiques (Oyekanmi et Fawole, 2010; Klink *et al.*, 2013; Sikora *et al.*, 2005). Afin d'illustrer l'importance du NKS sur l'industrie agroalimentaire mondiale, cette section pr sentera les principaux dommages caus s dans les champs de soja et les pertes  conomiques qui y sont associ es.

2.2.1 Sympt mes et pertes de rendement

Les dommages caus s aux plants de soja par le NKS sont imputables   la cr ation de sites de nutrition (syncytium) au niveau de certaines sections des racines (Agrios, 2005). En effet, une forte densit  de NKS limitera la croissance des phlo mes et xyl mes secondaires r duisant le transport des  l ments nutritifs et de l'eau vers les parties a riennes (Agrios, 2005). En g n ral, lorsque les sympt mes associ s   la pr sence de NKS sont apparents, ils prendront la forme de plages chlorotiques jaun tres (figure 2.1abc).

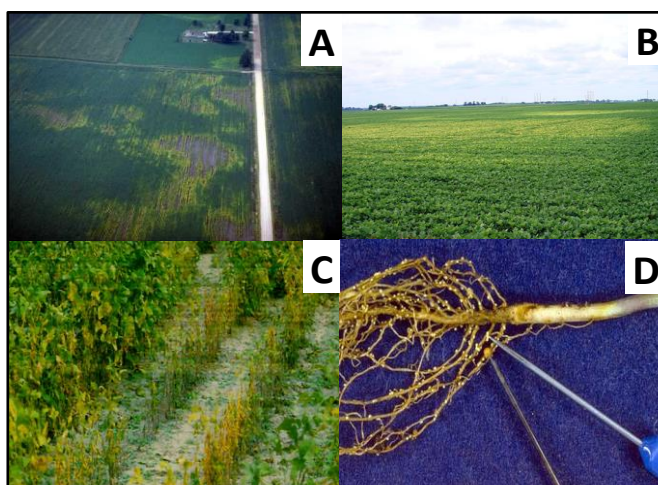


Figure 2.1 Planches photographiques illustrant des sympt mes associ s au NKS.

(A) Vue a rienne des dommages caus s par le NKS. (B) Sympt mes visibles   l' chelle du champ. (C) Plages chlorotiques typiques des dommages caus s par les NKS et s'apparentant   des carences en azote ou en potassium. (D) Vue d'une racine infect e par le NKS, l'outil au manche bleu pointe une femelle NKS et l'autre pointeur m tallique, un nodule.

Sources : (A et D) Tylka, 2005; (B) Niblack *et al.*, 2008; (C) Todd et Jardine, 1993.

En réalité, lorsque les plants sont sévèrement infectés, ils sont rabougris, les feuilles ont un aspect chlorotique, l'accumulation de la biomasse est plus faible, souvent la canopée ne se fermera pas entre les rangs, la taille des gousses est réduite et parfois même certaines sont avortées (Niblack, 2005; Wang *et al.*, 2003). Néanmoins, ces symptômes ne sont pas uniquement attribuables à la présence de NKS, ils peuvent aussi être provoqués par de nombreuses autres causes tels que des complexes de maladies (Chen *et al.*, 2001; Jacobsen *et al.*, 2000). Quant aux symptômes associés à la phytomasse hypogée, on note le changement de coloration des racines qui deviennent noirâtres et un plus faible développement de ces dernières et des nodules (figure 2.1d) (Chen *et al.*, 2001). Dès lors, les dommages causés à phytomasse hypogée par les NKS limiteront la quantité d'azote fixée, celle des nutriments absorbés et de l'eau pompée par la plante de même qu'ils accentueront les carences en fer et en potassium (Chen *et al.*, 2001). Ainsi, les pertes de rendement liées à la détérioration des fonctions du système racinaire vont atteindre entre 5 et 80 % et varieront selon la quantité de précipitation reçue, le niveau de fertilité des sols, de la présence d'autres organismes nuisibles et de la densité de population de NKS (Jacobsen *et al.*, 2000; Oyekanmi et Fawole, 2010). De plus, ces pertes de production seront accentuées en période de sécheresse, en présence de champignons pathogènes et dans les sols légers et sablonneux (Jacobsen *et al.*, 2000). Toutefois, on a découvert que les plants pouvaient être asymptomatiques, et ce, malgré une forte présence de NKS (Wang *et al.*, 2003). En effet, il semblerait que les premières années, les dommages visuels et les pertes de rendement soient minimales dans les champs où la résistance des plants est favorisée par une bonne fertilité des sols et par un niveau d'humidité optimal (Agrios, 2005; Chen *et al.*, 2001). À cet effet, Young (1996) et Wang *et al.* (2003) ont démontré qu'il peut y avoir jusqu'à 30 % de diminution du rendement sans qu'il y ait de symptômes visuels. Toutefois, les années suivantes, les dommages visuels et les pertes s'accroîtront (Agrios, 2005).

2.2.2 Perte de rendement et pertes économiques

Les pertes économiques imputables aux pertes de rendements causés par les organismes nuisibles du soja ont des conséquences sur la rentabilité à l'échelle du producteur et du pays (Monson et Schmitt, 2004). Depuis les années 1990, trois rapports (Wrather *et al.*, 1997, 2001a, 2010) ont estimé celles-ci. Selon ces rapports, le NKS serait l'un des organismes les plus dommageables pour la culture du soja dans cinq des principaux pays

producteurs dont la proportion de la production mondiale totalisait 86,5 % en 2011 (FAOSTAT, 2011) (tableau 2.1).

Tableau 2.1 Pertes de rendement causées par le NKS dans les principaux pays producteurs affectés en 1994, en 1998 et en 2006.

Pays	1994			1998			2006		
	Pertes (%) dues au NKS / pertes totales	Pertes (%) dues au NKS / production totale	Pertes (M\$) dues au NKS	Pertes (%) dues au NKS / pertes totales.	Pertes (%) dues au NKS / production totale	Pertes (M\$) dues au NKS	Pertes (%) dues au NKS / pertes totales.	Pertes (%) dues au NKS / production totale	Pertes (M\$) dues au NKS
Argentine	-	-	-	3,95	0,29	12,2	0,48	0,06	5,0
Brésil	5,38	1,24	68,4	8,24	1,53	105,8	5,98	0,99	114,7
Canada	26,05	0,80	4,0	55,56	3,47	20,9	27,11	2,82	21,6
Chine	27,37	4,42	156,0	24,26	4,92	164,5	10,21	6,82	702,2
É.-U.	40,10	2,91	438,8	54,09	10,18	1674,3	30,30	3,87	742,7
Total	22,62	2,71	667,2	36,60	6,29	1977,70	29,35	3,62	1586,20

Sources : Wrather *et al.* (1997), p.109; Wrather *et al.* (2001a), p. 118; Wrather *et al.*, 2010.

Depuis 1998, la proportion des dommages causés par le NKS par rapport au total des pertes causées par toutes les maladies du soja diminue grâce aux améliorations génétiques et à la conscientisation des producteurs quant à la nécessité d'échantillonner et d'analyser leurs sols (Wrather *et al.*, 2001a). À ce propos, la diminution du rendement due au NKS de 1998 aux É.-U. et au Canada (54 % et 55,5 % du total des pertes causées par les maladies) serait due aux mauvaises conditions météorologiques, à la faible qualité des semences, à la progression des monocultures de soja et aux mauvaises pratiques agricoles (Wrather *et al.*, 2001). En 2006, le NKS était encore la principale cause de perte de rendement aux É.-U. et au Canada (743 M\$ US et 21,6 M\$ US) pour des raisons similaires. En Chine, le NKS arrivait au second rang des espèces causant le plus de pertes de rendement (≈702 M\$ US) et au troisième au Brésil (≈114,7 M\$ US).

Depuis plusieurs années, les É.-U. ont accumulé énormément de données sur les pertes de rendement attribuables à la présence du NKS. Ainsi, il est possible d'observer l'évolution des dommages causés par le NKS de 1974 à 2006 dans les États du Sud (figure 2.2).

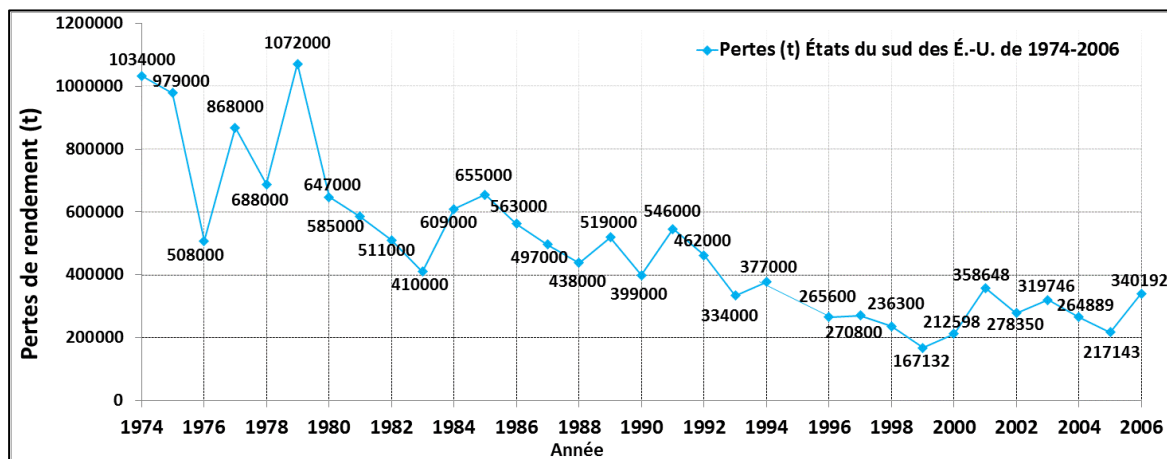


Figure 2.2 Pertes de rendement estimées (tonnes) et attribuables aux dommages causés par le NKS dans les états du sud des É.-U. de 1974 à 2006.

Sources : Koenning, 2007; Wrather *et al.* (1995), p. 1077-1078; Wrather *et al.*, 2001 b; Wrather *et al.* (2003), p.22; Wrather et Koenning (2006), p.180.

La figure 2.2 permet de constater qu'en 1980, aux É.-U., il y a eu une nette diminution des pertes de rendement engendrées par le NKS. Selon Monson et Schmitt (2004), cette réduction coïnciderait avec l'arrivée sur le marché du cultivar *Bedford* résistant aux «race» 3 et 14 ou aux types HG 0 et 1.3.6.7 qui sont des populations déterminées sur la base de leur phénotype dominant (type HG) dans les états du Sud (voir l'annexe 1 pour des détails sur les types HG) (Colgrove et Niblack, 2008). D'ailleurs, cette situation prévaut dans le reste des É.-U., où les pertes de rendement enregistrées depuis 1998 sont à la baisse (figure 2.3).

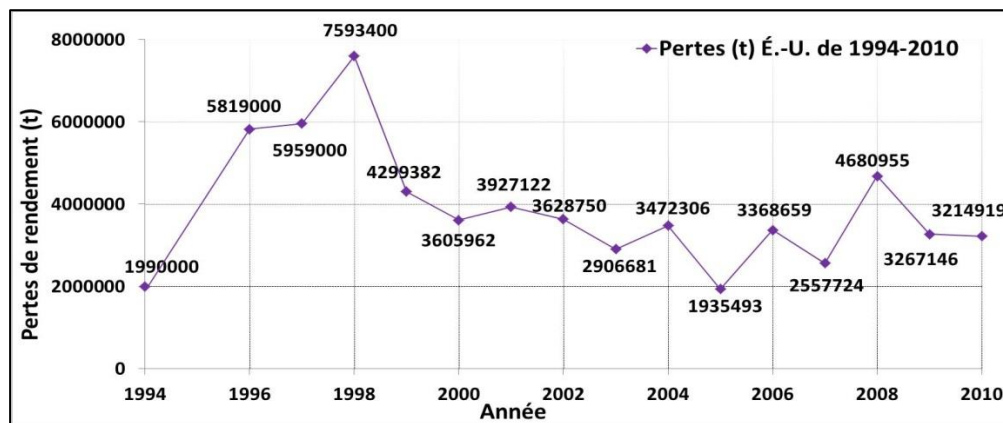


Figure 2.3 Pertes de rendement attribuables aux dommages causés par le NKS pour tous les états américains producteurs de soja et envahis de 1994 à 2010.

Sources : Wrather *et al.* (1997), p.109; Wrather *et al.* (2001a), p. 118; Wrather *et al.* (2001 b), p.128; Wrather *et al.* (2003), p.22; Wrather et Koenning (2006), p.180; Wrather et Koenning, 2009; Koenning et Wrather, 2010; Wrather et Koenning, 2012.

D'ailleurs, cette baisse (figure 2.3) s'expliquerait par la hausse du nombre de producteurs qui testent leur sol afin de valider la présence et le type HG du NKS, par l'utilisation de cultivars résistants aux types HG dominants et par l'utilisation de meilleures techniques de gestion et pratiques culturales (Wrather *et al.*, 2003 et 2010; Wrather et Koenning, 2009). Ainsi, sur la base de la valeur de référence établie à 220,5 \$ US/t par Wrather *et al.* (1997), entre 1974 et 2006, dans les états du Sud, les pertes économiques associées au NKS se situaient entre 36,8 M\$ US et 236,4 M\$ US (figure 2.2). En comparaison, les états du Nord ont essuyé des pertes situées entre 378,9 M\$ US et 1,6 G\$ US, entre 1996 et 2006 (Wrather *et al.*, 1997 et 2001a). La forte disparité entre les pertes engendrées par le NKS dans les états du Sud et du Nord découle du fait que depuis 1996, les états du Nord produisent les plus grandes quantités de soja ($\geq 80\%$) et que de plus grandes étendues sont susceptibles d'être envahies (American Soybean Association (ASA), 2012; Taylor et Koo, 2011). Toutefois, les impacts économiques de ces pertes nuisent beaucoup plus aux économies rurales des états du Sud, notamment en période de faible valeur de revente puisque la production du soja y est limitée (Wrather et Koenning, 2006). Finalement, les pertes financières pour l'ensemble des É.-U. (figure 2.3) ont varié entre 564 M\$ US et 1,67 G\$ US pour la période 1994-2010 et se sont stabilisées en grande partie grâce à l'augmentation de l'utilisation de cultivars résistants, notamment dans les états du Nord-Est.

Cependant, il n'y a pas que les dommages directs causés par le NKS qui sont associés aux pertes financières totales, il existe aussi une série de coûts indirects ayant d'importants impacts économiques tant à l'échelle de la ferme qu'à celle du pays. En effet, on doit ajouter les coûts de production (Chen *et al.*, 2001; Monson et Schmitt, 2004). À titre d'exemple, selon Wrather *et al.* (2001a), 1998 fut la pire année en terme de pertes de rendement imputables au NKS aux É.-U., elles s'élevaient à 7,6 Mt. Effectivement, en 1998, à l'échelle de la ferme, le rendement moyen prévu était évalué à 46 boisseaux (US bu)/acre (a), le coût moyen total de production à 235 \$ US98/a et le coût moyen de production par unité produite à 5,11 \$ US98/US bu (187,76 \$ US98/t) (Dohlman *et al.*, 2001). Sachant que durant cette année la production totale de soja fût de 88,2 Mt (FAOSTAT, 2013b) et que les pertes attribuables au NKS équivalaient à 8,6 % de la production totale, le rendement moyen a été réduit d'environ 4 US bu/a pour finalement atteindre 42 US bu/a. Cette diminution du rendement causée par le NKS a fait augmenter le coût production/unité produite de 5,11 \$

US98/US bu à 5,59 \$ US98/US bu (205,40 \$ US98/t). Durant cette année, le prix payé au producteur de soja était assez faible et variait, selon les sources, entre 4,93 \$ US98/US bu (181 \$ US98/t) (FAOSTAT, 2013a; SOYSTAT, 2012), 5,16 \$ US98/US bu (189,60 \$ US98/t) (Dohlman *et al.*, 2001) et 6,07 \$ US98/US bu (223,30 \$ US98/t) (Index Mundi, 2013). Ainsi, à l'échelle de la ferme, certains producteurs ont vu leurs profits diminuer ce qui a mis en relief l'importance économique du NKS sur les coûts directs et indirects de la production.

En revanche, l'exemple précédent ne prend pas en compte les coûts de contrôle liés aux stratégies de gestion des agents pathogènes. À titre d'exemple, à l'échelle des États-Unis, les coûts des contrôles chimiques ont été estimés par Pimentel *et al.* (2005) pour tous les organismes pathogènes confondus incluant les nématodes et ils atteindraient 500 M\$ US02/an. Également, il faut ajouter à cela le coût des échantillonnages de sol afin de déterminer s'il y a présence de NKS et déterminer le type HG afin de choisir les bons cultivars (Chen *et al.*, 2001). Ces coûts peuvent atteindre entre 15-25 \$ US par test biologique excluant les autres dépenses reliées comme la main d'œuvre pour l'échantillonnage, le transport, etc. (Chen *et al.*, 2001; Monson et Schmitt, 2004). Par exemple, au Missouri, le test déterminant la présence de NKS vaut 15 \$ US et le test déterminant le type HG est de 50 \$ US (100 \$ US si les échantillons proviennent d'autres états) (Wrather et Mitchum, 2010). Par conséquent, sachant qu'en moyenne un producteur de soja américain possède environ 300 à 370 acres ces tests peuvent se révéler très coûteux (Dohlman *et al.*, 2001).

Finalement, concernant les modes de gestion au niveau de la ferme, le choix le plus économique pour le producteur reste l'utilisation de cultivars résistants (Barker *et al.*, 1994). Par contre, depuis les années 1990, l'utilisation continue des mêmes sources de résistance par les producteurs a eu pour effet de réduire les populations, mais elle a également causé une pression sélective de populations plus virulentes, capables de se reproduire et de se nourrir sur les cultivars résistants (Barker *et al.*, 1994; Grundler, 1996; Young, 1998; Yu, 2011). Phénomène qui fut exacerbé par l'uniformisation et par la perte de la diversité des sources de résistance puisque très peu de compagnies telles que Pioneer et Monsanto produisent les semences (Grunder, 1996). Par conséquent, dans le futur, le développement de cultivars résistants sera limité aux plantes à forts retours économiques comme le soja et

c'est pourquoi il devra se faire de concert avec la poursuite de la recherche sur les éléments de la biologie du NKS assurant l'infection des racines du soja.

2.3 Biologie de l'espèce

Il y a plusieurs années déjà que les liens entre les pertes de production de soja et les dommages imputables aux NKS ont été prouvés et reconnus pour causer de lourdes pertes économiques. Une des raisons expliquant ces pertes repose sur l'habileté des nématodes à survivre à des conditions adverses autant à l'extérieur qu'à l'intérieur de l'hôte, et ce, à chaque stade de son cycle de vie. C'est pourquoi, dans cette section, l'accent sera mis sur l'étude du cycle biologique du NKS et des interactions avec son hôte principal, le soja.

2.3.1 Taxonomie

Au départ, le NKS a été confondu avec *Heterodera schachtii* (Yu, 2011). Ce n'est qu'en 1952, grâce à une analyse morphologique poussée effectuée par Ichinohe, que le NKS a été élevé au rang de nouvelle espèce et nommé *H. glycines* en référence à son hôte principal le soja (*Glycine max*) (Yu, 2011). Le tableau 2.1 présente sa position dans le règne animal.

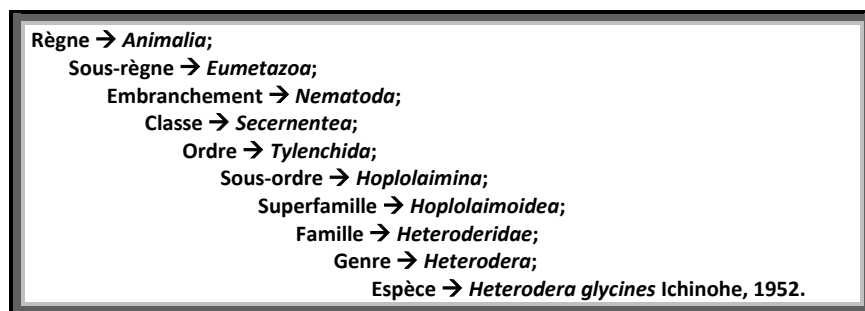


Figure 2.4 Classification taxonomique du NKS.

Source : Fauna Europaea, 2012.

2.3.2 Morphologie générale

Le dimorphisme sexuel est l'un des principaux aspects qui caractérise le NKS : la femelle adulte est gonflée et elle a une forme de citron, le mâle, lui, reste vermiforme et plus petit (figure 2.4ab) (Agrios, 2005; CABl, 2013; Subbotin *et al.*, 2010). Précisément, la femelle adulte est blanche et sa cuticule forme des crêtes réticulées, mais après la fécondation, elle se remplira d'œufs, gonflera et prendra une teinte jaunâtre, puis à sa mort, elle deviendra un « kyste » et sa cuticule, maintenant lisse, brunira et durcira (CABl, 2013; Agrios, 2005). Entre

les stades J3 et J4, la femelle peut atteindre une longueur d'environ 400 micromètres (μm) et une largeur variant entre 120 à 170 μm , mais sous forme de kyste, elle atteindra une longueur variant entre 340 à 900 μm et une épaisseur de 300 à 600 μm (Agrios, 2005; Subbotin et al., 2010). La matrice d'œufs produite par la femelle fécondée est gélatineuse et transparente et est remplie de J2 (figure 2.4c) (Agrios, 2005).

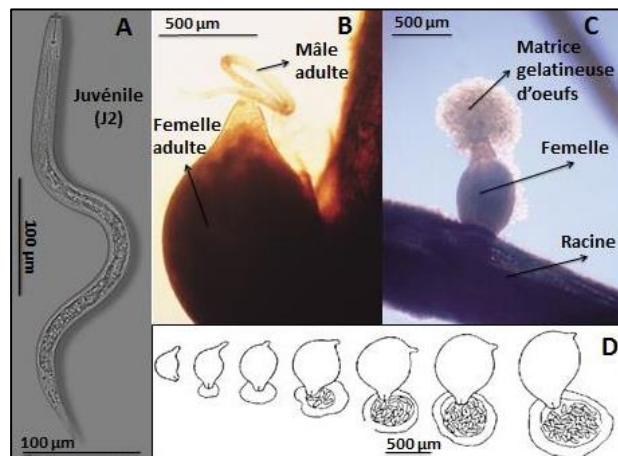


Figure 2.5 Photographies des principaux stades et sexes de NKS.

(A) Juvénile (J2). (B) Femelle adulte surmontée d'un mâle adulte. (C) Femelle adulte et sac d'œufs gélatineux. (D) Développement de la matrice d'œufs après la fécondation de la femelle.

Sources : (A) Mactode Publication, 2009 (B et C) Agrios (2005), p. 844-845 (D) Subbotin et al. (2010), p.196.

Quant aux mâles, ils sont vermiformes, leur cuticule est annelée et leur queue est courte et grossièrement arrondie (CABI, 2013; Subbotin et al., 2010). Leur stylet est robuste, il saillit antérieurement et a une longueur située entre 25 et 27 μm (Subbotin et al., 2010). Contrairement aux juvéniles asexués (J1 à J4), le mâle possède des organes sexuels (deux spicules), peut atteindre un diamètre de 30 à 40 μm (Agrios, 2005) et une longueur de 900 μm à 1400 μm (Subbotin et al., 2010). Les juvéniles (J1 à J4) sont également vermiformes, ils possèdent une cuticule annelée et une queue effilée à l'embout arrondi (figure 2.4a) (CABI, 2013; Subbotin et al., 2010). En général, le juvénile peut atteindre un diamètre de 17 à 23 μm et une longueur située entre 385 et 490 μm (Subbotin et al., 2010). À ce stade le stylet est robuste et peut mesurer entre 21 et 25 μm (Subbotin et al., 2010).

2.3.3 Mode de parasitisme

Le parasitisme des plantes supérieures par les nématodes est confiné à l'intérieur des classes *Adenophorea* et *Secernentea* du phylum *Nematoda* (Sijmons et al., 1994).

Précisément les nématodes phytoparasites des racines de la classe *Adenophorea* se retrouvent tous à l'intérieur de l'ordre *Dorylaimida* et dans les familles *Longidoridae* et *Trichodoridae* (Jasmer *et al.*, 2003; Sijmons *et al.*, 1994). D'ailleurs, les nématodes de ces familles sont obligatoirement des ectoparasites migrants (Jasmer *et al.*, 2003; Maggenti, 1981). Pour leur part, les nématodes phytoparasites retrouvés à l'intérieur de l'ordre des *Tylenchida* ont des modes de parasitisme plus diversifiés (Jasmer *et al.*, 2003; Sijmons *et al.*, 1994). Le NKS fait partie de la famille des *Heteroderidae* qui comprend deux groupes : les nématodes à kystes (NK) (*Heterodera* spp., *Globodera* spp. et *Punctodera* spp.) et les nématodes cécidogènes qui comprennent le genre *Meloidogyne* spp. (Williamson et Hussey, 1996). Les NK sont des endoparasites des racines et s'alimentent en créant un syncytium au niveau du péricycle (figure 2.6, 5f) (Maggenti, 1981; Sijmons *et al.*, 1994; Williamson et Hussey, 1996).

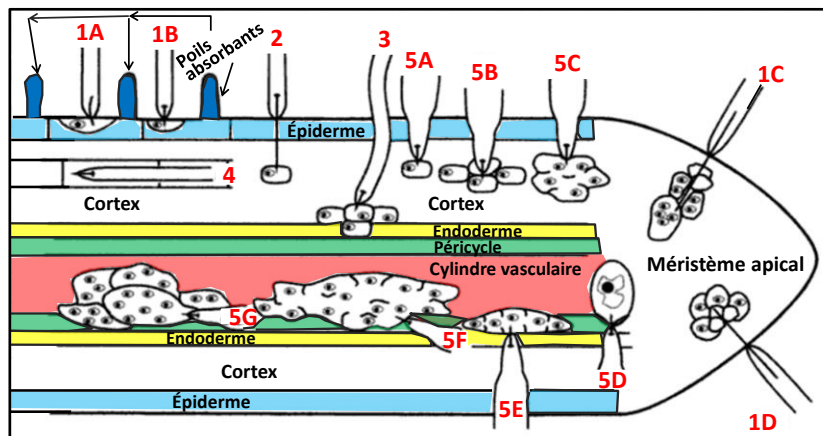


Figure 2.6 Exemples de structures des sites de nutrition sur une racine.

(1) Ectoparasites migrants : (1A) *Tylenchorhynchus dubius*; (1B) *Trichodorus* spp.; (1C) *Xiphinema index*; (1D) *Longidorus elongatus*. (2) Ectoparasites sédentaires : *Criconemella xenoplax*. (3) Ecto-endoparasites migrants : *Helicotylenchus* spp. (4) Endoparasites migrants : *Pratylenchus* spp. (5) Endoparasites sédentaires : (5A) *Trophotylenchulus obscurus*; (5B) *Tylenchulus semipenetrans*; (5C) *Verutus volvingentis*; (5D) *Cryphodera utahensis*; (5E) *Rotylenchulus reniformis*; (5F) *Heterodera* spp.; (5G) *Meloidogyne* spp.

Traduit et adapté de Sijmons *et al.* (1994), p.237.

Comme illustré dans la figure 2.6 (5f), le NKS, est un endoparasite sédentaire des racines. Cependant, à l'atteinte de la troisième mue (M3), les mâles redeviennent mobiles puis, au stade adulte, ils ressortent de la racine et migrent dans le sol pour féconder la femelle, qui elle, reste sédentaire durant tout son cycle de vie (CABI, 2013).

Le mode de parasitisme employé par le NKS se répercute sur l'ensemble de son cycle de vie. En effet, il dépend entièrement des relations complexes qu'il entretient avec son hôte pour supprimer ou éviter les mécanismes de défense, de sa capacité à dégrader les parois cellulaires et de celles à manipuler les signaux chimiques afin qu'il y ait production de cellules formant le syncytium (Haegeman *et al.*, 2011; Maggenti, 1981; Perry et Moens, 2011; Sijmons *et al.*, 1994; Stanton et Stirling, 1997). Toutefois, si le NKS pénètre une plante non-hôte ou résistante, il pourra se rendre jusqu'au troisième stade (J3), mais il ne pourra y développer de syncytium puisque la plante répondra en produisant des cellules nécrotiques, ou bien, le NKS prendra une forme d'une « saucisse », perdra sa force motrice et mourra à l'intérieur de la racine (Goeheen *et al.*, 2013).

Par ailleurs, la constante adaptation évolutive du parasitisme des NKS a permis certaines modifications morphologiques, les plus importantes sont celles des glandes œsophagiennes, du stylet et de la surface du cuticule (Jasmer *et al.*, 2003). L'adaptation des cellules des glandes œsophagiennes, sources des sécrétions impliquées dans les activités parasitaires, s'est fait de façon concomitante à l'évolution du parasitisme des plantes supérieures par les nématodes, qui jadis, étaient bactérivores et fongivores et qui ont évolué pour devenir des ectoparasites, des endoparasites migrants et finalement des endoparasites obligatoires et sédentaires (Jasmer *et al.*, 2003). De façon analogue, les sécrétions produites par les glandes œsophagiennes (annexe 2) ont évolué pour que les NKS se nourrissent à même les cellules et qu'il puisse les modifier afin de construire des syncytiums complexes (Hussey, 1989). Par ailleurs, des recherches récentes ont démontré que les gènes encodant les sécrétions des glandes œsophagiennes ont été acquis par transmission horizontale avec des microbes procaryotes et des mycètes (Davis *et al.*, 2000; Haegeman *et al.*, 2011).

Bref, c'est grâce au grand nombre de gènes associés à ses capacités parasitaires, voire aux recombinaisons génétiques que le NKS s'adapte facilement à son environnement (Oyekanmi et Fawole, 2010). Ainsi, vu la nature complexe de son mode de parasitisme, les sections suivantes détailleront l'ensemble des éléments associés à chaque stade de son cycle de vie lui conférant une forte plasticité et résilience aux fluctuations du milieu.

2.3.4 Cycle de vie

Le cycle de vie du NKS se divise en quatre stades juvéniles (J1 à J4) et un stade adulte (mâle et femelle) qui sont entrecoupés par quatre mues (M1 à M4) (Figure 2.7) (Lauritis *et al.*, 1983; Niblack, 2006).

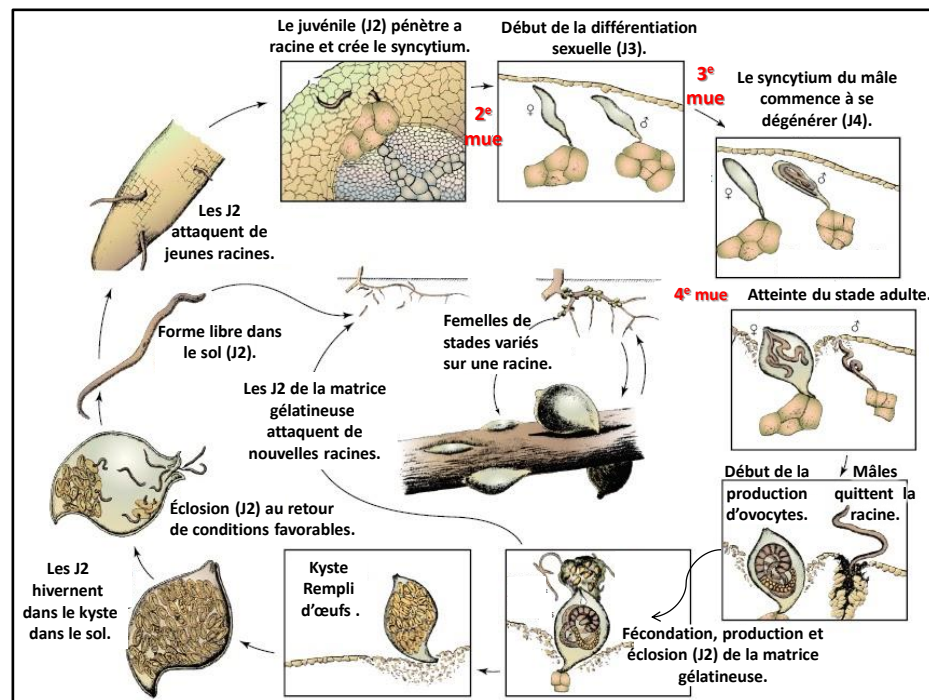


Figure 2.7 Représentation du cycle de vie complet du NKS.

Traduit d'Agrios (2005), p. 846.

Après la fertilisation des œufs par les mâles qui s'enrouleront autour de la femelle pour la féconder, l'embryogenèse débutera et se poursuivra jusqu'à l'atteinte du premier stade juvénile (J1) à l'intérieur de l'œuf (figure 2.7) (Koenning, 2004). Par la suite, toujours à l'intérieur de l'œuf, l'individu subira sa première mue (M1) et atteindra le second stade (J2). Ensuite, si les conditions environnementales sont propices, il y aura éclosion des œufs (matrice ou kystes) et libération des juvéniles (J2) qui pourront pénétrer les racines et développer les syncytiums. Puis, à l'intérieur de la racine, le NKS subira une seconde mue (M2) menant au troisième stade juvénile (J3) durant lequel il y aura début de la différenciation sexuelle (Lauritis *et al.*, 1983; Niblack *et al.*, 2006). Durant le troisième stade, la femelle en gonflant, causera la rupture des couches corticales et épidermiques occasionnant des lésions et renflements le long des racines (Lauritis *et al.*, 1983). Ce n'est

qu'à la troisième mue (M3) menant à l'atteinte du quatrième stade (J4) que la différenciation sexuelle sera complétée : les femelles auront une forme de citron et les mâles seront vermiformes (Lauritis *et al.*, 1983). C'est également à ce stade que le syncytium des mâles dégénérera marquant la fin de leur alimentation et leur départ des racines vers le sol (Agrios, 2005). À l'atteinte du stade adulte, la femelle, dont le postérieur est alors sorti de la racine, pourra être fécondée par un ou plusieurs mâles et produire le sac gélatineux qui supportera les œufs qui éclore quelques jours plus tard, après quoi leur syncytium dégénérera. Apparemment, si la femelle n'est pas immédiatement fécondée par les mâles, elle peut survivre et rester féconde jusqu'à deux mois en conditions optimales (Koenning, 2004). Elle produira jusqu'à 600 œufs à température optimale de ponte (25 °C), de 119 à 273 seront produits dans la matrice extérieure alors que de 161 à 291 le seront en son sein (kyste) (Lauritis *et al.*, 1983). Après quelques jours, les premiers kystes bruns apparaîtront et pourront former l'inoculum d'années subséquentes (Agrios, 2005). Sous cette forme, les œufs seront protégés des conditions extrêmes et de la prédation par certains microorganismes du sol (Koenning, 2004).

Les NKS sont des organismes poïkilothermes, par conséquent, la majorité des processus physiologiques contrôlant les taux de développement métaboliques des étapes du cycle de vie sont contrôlés par les températures extérieures (Alston et Schmitt, 1988). Lorsque les températures du sol se situent entre 15 et 30 °C, le taux de développement à l'intérieur de l'œuf depuis le stade « deux cellules » jusqu'au stade J2 est linéaire (Alston et Schmitt, 1988). En conditions gnotobiotiques et à température optimale (25 °C), le NKS a besoin de 21 jours pour compléter son cycle de vie tel qu'illustré dans la figure 2.8.

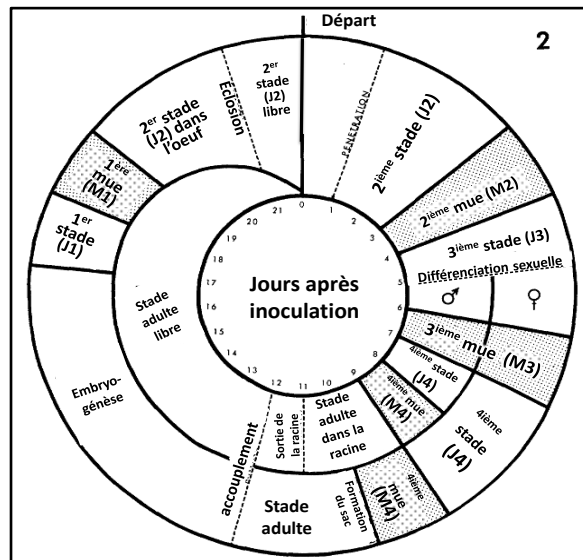


Figure 2.8 Représentation schématique du cycle de vie du NKS à 25 °C.

Tiré et traduit de Lauritis *et al.* (1983), p.275.

Selon Melton *et al.* (1986) les taux de développement les plus rapides surviendraient entre 20 et 28 °C et le cycle serait complété en 20 à 25 j à des températures situées entre 20 à 24 °C. En comparaison, selon Ross (1964) à des températures constantes de 31 °C, 24 °C et 17 °C, leur cycle de vie serait complété en 18 j, 22 j et 37 j respectivement.

Bref, dans l'optique de développer de nouvelles méthodes de contrôle, il paraît essentiel de caractériser les événements biologiques rencontrés lors du passage entre les différents stades du cycle de vie du NKS. C'est pourquoi dans les prochaines sections, l'accent sera mis sur les éléments distinguant chaque stade (éclosion, migration, pénétration des racines et création du syncytium et la dormance) ayant un impact sur les chances du NKS de parasiter son hôte principal et de survivre dans son environnement.

2.3.5 Éclosion

Généralement les œufs contenus dans la matrice gélatineuse produite par la femelle constitueront l'inoculum de l'année en cours, alors que les œufs enkystés écloreont selon des paramètres spécifiques qui reposent sur l'interaction complexe de plusieurs stimulants internes (chimiques et physiques) et externes spécifiques (humidité, température, phénologie de l'hôte, etc.) (Koenning, 2004; Niblack *et al.*, 2006; Sharma et Sharma, 1998). Ainsi, ces stimulants agiront en déclenchant, retardant ou en bloquant l'éclosion en influençant les

substances chimiques contenues dans les parois des œufs qu'ils soient à l'intérieur du kyste ou non (Sommerville et Davey, 2002; Yen *et al.*, 1995). Ces mêmes stimulants peuvent également enclencher la diapause obligée (sous contrôle génétique régulé entre autres par un gène homologue à *hch-1*) ou facultative (Sommerville et Davey, 2002; Yen *et al.*, 1995). Comme pour bien d'autres espèces de nématodes à kystes, le cycle de vie du NKS est synchronisé avec la phénologie et l'état physiologique de son hôte afin d'optimiser ses chances d'infection (Perry, 1989; Perry et Moens, 2011). Ce synchronisme, qui est critique pour la survie des NKS en l'absence de l'hôte, est centré sur son habileté à ne pas éclore tant que les signaux externes ne sont pas enclenchés (Perry, 1989). C'est aussi pourquoi les exsudats racinaires des jeunes plants à floraison hâtive situés dans les phases végétatives ou reproductrices (jusqu'à R1-R2) de soja stimuleront un taux d'éclosion plus élevé que les plants situés dans des stades plus avancés (Ishibashi *et al.*, 1973; Thefft et Bone, 1985).

Ce sont principalement les exsudats racinaires et l'eau qui stimulent l'éclosion des NKS en réduisant la perméabilité de l'enveloppe de l'œuf en permettant au tréhalose de s'infiltrer et de réduire le stress osmotique appliqué sur les J2 leur permettant de se réhydrater et d'éclore (Perry, 1989; Perry et Moens, 2011). D'ailleurs ce seraient les exsudats sécrétés durant le stade R2 (floraison) chez les cultivars de soja hâtifs qui favoriseraient les taux d'éclosion les plus élevés (Thefft et Bone, 1985). Les exsudats auraient également un rôle dans l'activation de la locomotion des J2 et leur attraction vers les racines (Duan *et al.*, 2009; Perry, 1989). Selon Zhang *et al.* (1992) cité dans Duan *et al.* (2009), les exsudats contiendraient quatre types d'agents chimiques favorisant l'éclosion des œufs, mais également deux autres ayant pour effet d'attirer les nématodes vers les racines. Ainsi, comme les exsudats racinaires du soja sont principalement composés de flavones, de flavonoïdes et autres substances phénoliques, on croit que celles-ci auraient un pouvoir d'attraction ou d'éclosion (Duan *et al.*, 2009). Cependant, à l'heure actuelle, la seule substance formellement identifiée pour causer l'éclosion est la *glycinoeclepin A* qui a été extraite des exsudats du haricot commun, *Phaseolus vulgaris* L. (Masamuni *et al.*, 1982). Or, il existe des stimulants chimiques inorganiques créés en laboratoire qui déclenchent l'éclosion : l'acide flavianique, le chlorure de zinc, l'acide picronolique, le sulfate de zinc, le chlorure de calcium et le sulfate de calcium (Sharma et Sharma, 1998).

Dans certains cas, l'atteinte de conditions environnementales spécifiques peut également déclencher l'éclosion (Perry, 1989). En effet, il existe d'autres déclencheurs chez les NKS tels que les changements phénologiques saisonniers du soja qui font fluctuer les substances bioactives contenues dans les exsudats racinaires, l'atteinte de températures optimales, le niveau de concentration en oxygène et le contenu en eau (Koenning, 2004; Niblack, 2006; Yen *et al.*, 1995). Cependant, les juvéniles qui ont survécu à l'hiver à l'intérieur des kystes éclosent de façon simultanée à la date de plantation du soja (Hill et Schmitt, 1989). D'ailleurs, chez le NKS, la stratégie de survie se modifierait au cours de la saison de croissance, à l'approche de la sénescence et à l'arrivée de l'automne (Ishibashi *et al.*, 1973). En effet, Ishibashi *et al.* (1973) ont découvert que les femelles optaient pour une stratégie visant à expulser un plus grand nombre d'œufs dans la matrice gélatineuse que celui maintenu en son sein en conditions environnementales optimales. Ainsi, un second inoculum est prêt à infecter les racines rapidement, car les J2 posséderaient la capacité à éclore directement dans l'eau en absence d'exsudats racinaires (Ishibashi *et al.*, 1973). À l'inverse, en conditions sous-optimales et à l'approche de la sénescence, les femelles opteraient pour une stratégie visant à enkyster un plus grand nombre d'œufs en leur sein, leur permettant de survivre jusqu'aux saisons suivantes (Ishibashi *et al.*, 1973).

La température du sol influence également le taux d'éclosion des J2 (Alston et Schmitt, 1988; Niblack, 2006). À l'arrivée du printemps, les températures minimales permettant l'éclosion des kystes sont généralement atteintes dans les zones de croissance du soja. À titre d'exemple, les recherches menées par Yen *et al.* (1995) ont démontré que les taux d'éclosion étaient plus élevés durant les mois de juillet et d'août au Missouri, alors que celles menées par Hill et Schmitt (1989) en Caroline du Nord ont démontré qu'ils l'étaient durant les mois d'août et de septembre. Lorsqu'observés en incubateur, Alston et Schmitt (1988) ont découvert que la température optimale stimulant l'éclosion était de 24 °C.

Pour sa part, Koenning (2004), affirme que les concentrations en eau et en oxygène dans le sol affecteraient l'éclosion des NKS. En effet, le taux d'éclosion des NKS serait inhibé lorsque le sol est saturé à cause du manque d'oxygène. La situation inverse inhiberait aussi l'éclosion : un sol sec restreindrait l'émergence des J2 puisque ces derniers ne pourraient plus absorber l'eau nécessaire à leur développement (Koenning, 2004). Par ailleurs, le rôle

du pH (potentiel hydrogène) sur le taux d'éclosion des NKS reste incertain. Cependant, Zasada et Tenuta ont découvert en 2005 qu'il y avait suppression de l'éclosion des NKS à des pH supérieurs à 10, mais qu'elle était réversible au retour de conditions normales.

En somme, à l'atteinte de certaines conditions environnementales ou en la présence de substances déclenchant l'éclosion, les J2 pourront émerger et pénétrer une racine afin d'y compléter leur cycle de vie. Toutefois, une fois éclos, les J2 deviennent alors vulnérables à l'environnement et aux prédateurs et doivent rapidement localiser leur hôte afin d'y créer leur syncytium. D'ailleurs, deux types de déplacements faciliteraient la détection des points d'entrées à l'intérieur de la racine : la chimiotaxie et l'électrotaxie.

2.3.6 Migration des juvéniles vers les racines : chimiotaxie et électrotaxie

Après l'éclosion, le J2 devra rejoindre les racines afin d'y poursuivre le cours de son cycle de vie. Pour ce faire, il devra se mouvoir à travers les pores et les interstices du sol à l'aide du film d'eau entourant les particules (Chen *et al.*, 2001). Étant dès lors exposé à l'environnement du sol, le succès de l'infection reposera principalement sur la rapidité avec laquelle le J2 atteindra les racines (Gourd *et al.*, 1993; Koenning, 2004). Plusieurs facteurs favoriseront la migration des J2 jusqu'aux sites d'infection et des mâles jusqu'aux femelles puisque les NKS sont dotés d'organes chimiosensibles (Anand *et al.*, 1995; Gourd *et al.*, 1993). Les plus importants sont les sensilles antérieures (amphides) et les sensilles situées à l'extrémité caudale (phasmides) (figure 2.9) (Lima *et al.*, 2005; Mbega et Nzogela, 2012).

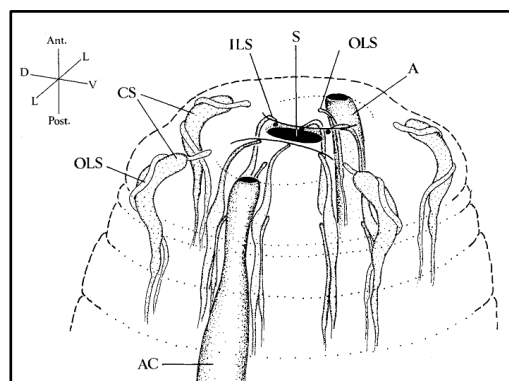


Figure 2.9 Reconstitution de l'organisation du système chimiosensible d'un adulte *Pratylenchus penetrans*.

A: amphide; **AC:** canal amphidial; **CS:** sensilles céphaliques; **ILS:** sensille labiale interne; **OLS:** sensilles labiales externes; **S:** stoma (cavité buccale).

Traduit de Perry (1996), p.183.

Les amphides et les phasmides, sont associés à des ouvertures dans la cuticule des nématodes qui mettent les neurones isolés en contact avec les éléments chimiques de l'environnement extérieur leur permettant de reconnaître et localiser l'hôte (Haegeman *et al.*, 2011; Lima *et al.*, 2005; Rasmann *et al.*, 2012). Ces organes serviront également à localiser les femelles grâce aux phéromones qu'elles dégagent (p. ex. acide vanillique) durant la période de reproduction (Perry, 1996; Perry et Moens, 2011).

Lors de la migration, les organes chémocepteurs des NKS seront stimulés par les substances chimiques volatiles et non volatiles (dont deux types de flavonoïdes identifiés par D'Arcy-Lameta et Jay, 1986) présentes dans les exsudats racinaires qui faciliteront son orientation (Duan *et al.*, 2009; Perry et Moens, 2011). En fait, la croissance des racines se divise en trois stades (stade de croissance lente, de croissance rapide et de sénescence) l'efficacité des exsudats racinaires serait optimale durant la phase de croissance rapide (≈ 30 j après le semis), puisque les concentrations en substances bioactives activant l'éclosion seraient plus élevées (Wu *et al.*, 2011). Comme le NKS ne peut pas parcourir de grandes distances dans le sol et que la première génération issue de l'inoculum de départ apparaît habituellement entre 21 j (entre 22 et 30 °C) et 28 j (entre 16 et 22 °C) après le semis; l'arrivée de la seconde génération sera synchrone avec la phase de croissance rapide des racines (Wu *et al.*, 2011). Par conséquent, l'infection sera maximale entre 22 à 32 j après le semis puisque la nouvelle génération de J2 sera située à proximité de la rhizosphère en raison de la dispersion passive des individus par les racines (Wu *et al.*, 2011).

Puisque les racines respirent, absorbent de l'eau, des sels et minéraux et d'autres nutriments, elles relâcheront des composés organiques qui modifieront la rhizosphère et qui favoriseront la chimiotaxie des NKS en créant des gradients (Robinson, 2002). En fait, on sait qu'en approchant des racines les concentrations de potassium (K^+), de nitrate (NO_3^-), d'oxygène (O_2) et le taux d'humidité du sol diminueront (Robinson, 2002). À l'inverse, les teneurs en sodium (Na^+), en dioxyde de carbone (CO_2), en acides aminés, en sucres, en métabolites secondaires et les températures augmenteront (Robinson, 2002). De plus, le long des racines, des gradients gazeux (ammoniac, éthylène et méthane), de pH, électriques et de potentiels redox se formeront (Robinson, 2002). Ainsi, en modifiant la rhizosphère, les racines font intervenir d'autres éléments que les exsudats dans le processus

de chimiotactisme des J2 (Mbega et Nzogela, 2012; Klinger, 1965; Papademetriou et Bone, 1983; Prot, 1980). Toutefois, parmi ces différents gradients, seuls le CO₂ (Koenning, 2004; Rasmann *et al.*, 2012), l'O₂ (Prot, 1980), le potentiel redox (Perry, 1996; Robertson, 1989), les sels minéraux (KNO₃, NaCl, Ca(NO₃)₂, MgSO₄) (Prot, 1980 et 1986), les températures (El-Sherif et May, 1969; Koenning, 2004; Robinson, 2002) et le pH (Anand *et al.*, 1995; Nye, 1981; Prot, 1980) sont reconnus pour attirer certaines espèces de nématodes et ont le potentiel d'attirer les J2. En outre, l'effet des gradients sera limité à certaines distances : le CO₂ aurait un effet sur de longues distances, les exsudats racinaires sur de moyennes distances et certaines composantes des exsudats auraient un pouvoir d'attraction limité aux courtes distances (Perry, 2005; Perry et Moens, 2011).

À l'échelle de la rhizosphère, certains microorganismes présents possèdent la capacité d'interférer dans le processus migratoire. À titre d'exemple, certaines bactéries comme *Pasteuria penetrans* limiteront la capacité des nématodes cécidogènes à entrer dans les racines et d'autres telles que *Drechmeria coniospora* réduiront la chimiosensibilité des amphides des nématodes endoparasites (Barron, 2008; Kerry, 2000). Chez le NKS, la présence de *Bacillus subtilis* (Araujo *et al.*, 2002), d'*Agrobacterium radiobacter* et de *Pseudomonas spp* (Kerry, 2000) dans la rhizosphère a un effet répulsif.

À l'heure actuelle, il reste beaucoup d'inconnus concernant l'influence des différents gradients chimiques et électriques sur la chimiotaxie et l'électrotaxie des NKS vers les racines. Cependant, d'autres facteurs, cette fois liés aux propriétés physiques du sol, entraveront la migration du NKS vers les racines en influençant ses mouvements. Parmi ceux-ci, la texture du sol, l'arrangement des pores, leur continuité, ainsi que les propriétés hydrauliques et thermiques du sol (Avendaño *et al.*, 2004; Jones *et al.*, 1969).

D'abord, comme la taille des particules et celle des interstices sont étroitement liées, leur influence sur les mouvements sera complémentaire (Jones *et al.*, 1969). Les sols sablonneux possèdent des interstices plus vastes, un grand nombre de pores et sont plus perméables que ceux dominés par des limons ou des argiles qui sont souvent compactés, qui possèdent peu d'agrégats stables et qui peuvent devenir anoxiques lorsque saturés d'eau (Avendaño *et al.*, 2004; Duan *et al.*, 2009). C'est pourquoi les NKS vont préférer les

sols sablonneux. D'ailleurs, les travaux d'Avendaño *et al.* (2004) indiquent que les sols argileux (≥ 25 % d'argiles) créent une résistance au mouvement réduisant la densité de NKS et que seuls les sols sablonneux (≥ 60 % de sables et ≤ 20 % de limons et d'argiles) pouvaient soutenir une densité supérieure à 20 kystes/cm³ de sol. Toutefois, en sol argileux, les NKS peuvent utiliser les pores secondaires et les interstices créés par les agrégats (Jones *et al.*, 1969).

L'arrangement spatial, le diamètre du col des pores, la forme et la connectivité des agrégats sont d'autres éléments pouvant amplifier la résistance au mouvement (Jones *et al.*, 1969). Le diamètre du col et la connectivité des pores revêtent une importance particulière chez les adultes, plus gros, qui doivent pouvoir s'immiscer dans le sol. En fait, le diamètre des pores doit être supérieur au diamètre et à la longueur moyenne du NKS afin de ne pas entraver la migration, la reproduction ou la formation de la matrice d'œufs (Jones *et al.*, 1969). La taille minimale des interstices ou pores assurant le passage dans le sol des J2 et des mâles adultes serait située entre 30 et 60 μm (Jones *et al.*, 1969; Lax et Doucet, 2001; Subbotin *et al.*, 2010). D'ailleurs, Wallace (1958) cité par Koenning (2004) indique que des particules de sol ayant des tailles variant entre 150 et 250 μm (sables fins et moyens) permettent la création d'interstices assez vastes pour assurer la migration des J2 et des mâles adultes.

Finalement, la texture du sol et l'humidité auront également une influence sur les mouvements et la présence du NKS (Koenning et Baker, 1995). En effet, il semble que les sols saturés en eau limiteraient les mouvements du NKS comparativement à un sol où seul un mince film d'eau entoure les particules (Agrios, 2005). À l'inverse, lors de sécheresse, la disparition de ces films d'eau limitera les mouvements du NKS et l'indisponibilité de l'eau interstitielle limitera l'éclosion (Koenning et Baker, 1995; Jones *et al.*, 1969). Bref, les relations entre la texture du sol, la taille et la continuité des pores ainsi que les propriétés hydriques du sol peuvent ou non favoriser la migration des NKS vers les racines afin qu'ils puissent y pénétrer et y compléter leur cycle de vie.

2.3.7 Pénétration des racines par les J2 et création du syncytium

Comme vu précédemment, le NKS est un endoparasite sédentaire des racines hautement spécialisé qui doit obligatoirement migrer à l'intérieur de la racine, s'immobiliser et manipuler

les signaux émis par la plante à l'aide d'effecteurs sécrétés par ses glandes oesophagiennes et expulsés par le stylet afin de créer un site de nutrition nommé le syncytium (Endo, 1978; Haegeman *et al.*, 2012; Lozano et Smant, 2011; Sijmons *et al.*, 1994; Sobczak et Golinowski, 2008). Ces effecteurs représentent l'adaptation la plus évoluée du NKS puisqu'ils permettent d'altérer la structure et les fonctions des cellules du cortex, de l'endoderme ou du péricycle des racines de l'hôte et de générer le syncytium (Haegeman *et al.*, 2012; Lozano et Smant, 2011; Sijmons *et al.*, 1994; Sobczak et Golinowski, 2008).

Après l'éclosion, le J2 pénétrera les membranes cellulaires du rhizoderme, ou bien, dans la zone d'élongation, dans les poils absorbants de la racine pivot, ou dans les méristèmes apicaux des racines latérales, et ce, durant le stade de croissance primaire et même parfois secondaire des racines (Von Mende, 1997; Sobczak et Golinowski, 2008). Spécifiquement, le stylet, qui est une structure creuse et protractile, sert à percer mécaniquement les parois cellulaires de la racine (Noel, 2004; Williamson et Hussey, 1996). Également, il sert à injecter les effecteurs (p. ex. la cellulase produite par les glandes subventrales), soit à l'extérieur de la membrane plasmique afin d'exciter le récepteur membranaire, ou bien, directement dans le cytoplasme de la cellule réceptrice afin de faciliter la migration intracellulaire vers le cortex (figure 2.10b) (Haegeman *et al.*, 2011; Lima *et al.*, 2005).

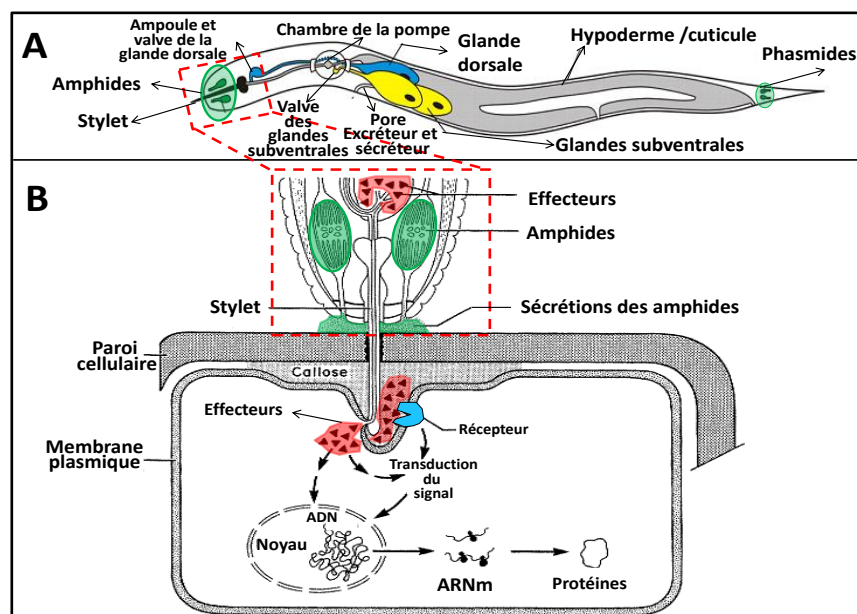


Figure 2.10 Emplacement des différentes glandes et organes des NKS (A) et modèle des interactions entre ce dernier et le syncytium (B).

Adaptés de (A) Haegeman *et al.* (2012), p.21 et (B) Williamson et Hussey (1996), p. 1738.

Arrivé à l'endoderme, le NKS va infecter une cellule initiale, percer la paroi d'une cellule procambiale située à proximité du xylème primaire et y injecter ses sécrétions, principalement produites par les amphides (Figure 2.10ab), afin de créer une sonde d'alimentation (*feeding plug*) (Noel, 2004; Williamson et Hussey, 1996). Cette sonde d'alimentation scellera le lien entre le stylet et le syncytium durant le stade d'alimentation et permettra de retirer les nutriments du cytoplasme des cellules nourricières (Noel, 2004). Puis, rapidement, la cellule deviendra métaboliquement active, son cycle cellulaire sera court-circuité durant la division cellulaire (avant la division du noyau chez le NKS) afin de densifier le cytoplasme et augmenter le nombre de ribosomes et de réticulum endoplasmiques (Lozano et Smant, 2011; Noel, 2004; Williamson et Hussey, 1996). De façon concomitante, les sécrétions dissoudront les parois cellulaires avoisinantes causant la coalescence des cytoplasmes et la fusion des protoplasmes qui feront augmenter la taille du syncytium (> 200 cellules) (Goellner *et al.*, 2001; Williamson et Hussey, 1996). Au final, le syncytium se caractérisera par la présence de noyaux volumineux à l'intérieur desquels les nucléoles seront plus larges que la normale, les cytoplasmes plus denses, les cycloses plus prononcées et les invaginations plus accentuées sur les faces attenantes du tissu vasculaire (Williamson et Hussey, 1996).

Cependant, pour survivre et compléter son développement à l'intérieur de l'hôte, le syncytium ne doit pas être détruit par la plante et le NKS doit absolument supprimer les défenses de l'hôte de façon continue durant son alimentation (Haegeman *et al.*, 2011). À cette fin, le NKS possède un système nerveux complexe, des organes et des glandes spécialisés conduisant au développement du syncytium (Williamson et Hussey, 1996). En fait, les nématodes possèdent deux glandes œsophagiennes subventrales et une dorsale qui sont toutes reliées à la chambre de la pompe musculaire, elle-même reliée au stylet par le canal œsophagien (figure 2.10a) (Hussey *et al.*, 2002; Williamson et Gleason, 2003). Chaque glande est constituée d'une large cellule spécialisée et possède une extension cytoplasmique connectée à une ampoule servant à emmagasiner les effecteurs (Hussey *et al.*, 2002). Concrètement, durant le parasitisme, les effecteurs injectés à l'intérieur des cellules de l'hôte agiront afin de manipuler les voies principales de signalisation de défense de la plante (p. ex. chorismate mutase); imiter les peptides (p. ex. CLV3); altérer le cycle cellulaire (p. ex. 19C07); modifier les parois cellulaires (β -1,4 endoglucanase) (détails à

l'annexe 2) (Haegeman *et al.*, 2011; Mbega et zogela, 2012). Précisément, les glandes subventrales joueraient un rôle crucial durant la migration à l'intérieur de la racine et à l'initiation du syncytium par les J2 (Hussey *et al.*, 2002; Williamson et Gleason, 2003). Quant à la glande dorsale, son rôle serait prépondérant durant les stades J2 à J3 pour le mâle et J2 jusqu'au stade adulte pour la femelle. Elle est responsable de la création de la sonde d'alimentation, de l'expansion et du maintien du syncytium en stimulant la synthèse des protéines sécrétées (Endo, 1978).

Les effecteurs produits par le NKS provoquent divers changements chez l'hôte, principalement en modifiant la physiologie, la morphologie et les échanges moléculaires, ce qui le force à produire des nutriments en continu (seules quelques protéines ont été associées aux gènes du parasitisme, voir à l'annexe 2) (Hussey *et al.*, 2002; Williamson et Gleason, 2003). En fait, en 2002, près de 70 % des gènes produits par les glandes œsophagiennes encodant les protéines associées au parasitisme chez les endoparasites sédentaires ne possédaient aucun homologue dans les bases de données (Hussey *et al.*, 2002). Ainsi, le contrôle de l'expression de peptides, l'utilisation de planticorps (plantibodies) ou l'emploi d'ARN interférence (ARNi) afin d'inhiber certains gènes associés au parasitisme directement ou en ciblant leurs produits pourraient être employés pour l'amélioration du soja GM portant le gène de résistance au NKS (Hussey *et al.*, 2002; Lozano et Smant, 2011).

2.3.8 La dormance : diapause et quiescence

Une fois enkystés, les œufs peuvent rester viables près de neuf ans grâce à certains composés contenus dans l'enveloppe qui inhibent l'éclosion et à d'autres maintenant la dormance en conditions adverses ou en absence d'hôtes et de possibilités de synchronisme (Duan *et al.*, 2009; Inagaki and Tsutsumi, 1971; Okada, 1972). Précisément, les composés inhibant l'éclosion agissent en bloquant le domaine de liaison du ligand des récepteurs situés sur l'enveloppe de l'œuf empêchant leur éclosion (Charlson et Tylka, 2003). Quant à l'entrée en dormance, elle reposerait sur la relative perméabilité de la couche lipidique de l'enveloppe des œufs, mais surtout sur la présence du tréhalose dans le liquide périvitellin enveloppant les juvéniles qui limite les pertes d'eau et qui maintient le stress osmotique maintenant le ralentissement métabolique (Perry, 1989; Perry et Moens, 2011). De plus, le tréhalose est reconnu pour limiter les dommages causés par le gel et par la dessiccation,

notamment chez *G. rostochiensis* (Inagaki et Tsutsumi, 1971; Perry, 1989). Ainsi, le NKS peut expérimenter deux sortes de dormance actionnées par des conditions environnementales adverses et nécessaires à sa survie : la quiescence et la diapause (Perry, 1989; McSorley, 2003).

Différents types de stress causeront l'entrée en quiescence (hypométabolisme) chez les membres de la famille des *Heteroderidae* (*Meloidogyne spp.*, *Globodera spp.* et *Heterodera spp.*) (Hill et Schmitt, 1989; Van Gundy, 1965). Par exemple, la sécheresse causera l'entrée en anhydrobiose; la baisse des températures, la cryobiose; la hausse des concentrations en sels, l'osmobiose; la baisse des concentrations en oxygène, l'anoxybiose; la hausse et l'abaissement des températures, la thermobiose (McSorley, 2003; Watanabe, 2006). Le degré de quiescence variera selon la quantité de stress appliqué, en fonction de l'espèce et entre les individus d'une même espèce (McSorley, 2003). De plus, ce type de dormance est plus facilement réversible que la diapause, car il cesse au retour à des conditions propices au développement, à l'éclosion et à l'infection (Perry, 1989; Masler *et al.*, 2008).

De même, il existe deux types de diapause (arrêt du métabolisme) : la diapause obligée et facultative. Le premier type est régulé par des messages chimiques endogènes qui seront renversés avec le temps et en présence de conditions internes et externes précises (températures, condition de l'hôte, etc.). Le second est provoqué par des conditions environnementales spécifiques, mais est réversible dans le temps, au retour de conditions favorables (Masler *et al.*, 2008; Van Gundy, 1965). La diapause est un processus complexe qui insensibilise les juvéniles aux stimuli externes déclenchant l'éclosion (eau, exsudats, conditions environnementales optimales) et qui stoppe ou retarde leur développement de façon temporaire (Perry et Moens, 2011; Sommerville et Davey, 2002). En fait, la diapause comprend quatre phases distinctes, la première se caractérise par le décodage de signaux environnementaux distinctifs, la seconde par le déclenchement qui reste réversible, la troisième par l'arrêt du développement et la quatrième par la sortie de la diapause (Sommerville et Davey, 2002). Toutefois, si l'entrée en diapause est bien comprise (principalement causée par de basses températures et par la photopériode) les causes de la sortie sont encore méconnues (Masler *et al.*, 2008; Watanabe, 2006). Par contre, on sait que l'arrêt de la diapause serait lié à des changements endogènes (stimulation de substances à

l'intérieur de l'œuf liées à une altération métabolique ou à des basses températures) puisqu'en général le développement ne reprendra pas, même en conditions optimales (Masler *et al.*, 2008; Sommerville et Davey, 2002). En outre, la présence d'ions de zinc (Zn^{2+}) modifierait la perméabilité de la barrière lipidique de l'enveloppe des œufs ce qui stimulerait l'éclosion et la sortie de la diapause (Theff et Bone, 1985; Perry et Moens, 2011). Cela dit, si la diapause cessait sous conditions adverses, le NKS tomberait automatiquement en quiescence assurant leur survie (Perry et Moens, 2011; Sommerville et Davey, 2002).

Au demeurant, certaines conditions environnementales sont connues pour enclencher autant la diapause que la quiescence et elles prévalent à la fin de la saison de croissance (Hill et Schmitt, 1989; Niblack, 2006; Yen *et al.*, 1995). Par exemple, on a constaté la diminution du taux d'éclosion corollairement à l'augmentation de l'entrée en dormance, puisque le passage de 21 à 10 °C entraînerait la restriction des activités enzymatiques, des mouvements musculaires, des fonctions métaboliques liées à l'émergence et modifierait la perméabilité de l'enveloppe des œufs en agissant sur la membrane lipidique (Alston et Schmitt, 1989; Hill et Schmitt, 1989; Yen *et al.*, 1995).

2.4 Interactions entre les NKS et les organismes nuisant à la culture du soja

L'introduction du soja en dehors de son aire de répartition naturelle a eu pour conséquence de l'isoler des prédateurs naturels et des pathogènes qui lui étaient associés (Bond et Wrather, 2004; Mack *et al.*, 2000). La réunion subséquente du soja avec ceux-ci a eu des conséquences économiques et écologiques importantes (Monson et Schmitt, 2004; Pimentel *et al.*, 2005). En effet, depuis l'introduction du soja en Amérique, de nombreux agents pathogènes ont été reconnus pour former des complexes de maladie facilitant le parasitisme, l'invasion d'autres organismes nuisibles et amoindrissant les effets de certains individus bénéfiques pour l'hôte (Alston *et al.*, 1993; McCarville *et al.*, 2012; Robbins *et al.*, 1990).

Lorsque le NKS et certains champignons pathogènes du soja, en particulier ceux d'origine tellurique, partagent la même niche écologique, des synergies peuvent naître et si celles-ci sont positives ($1+1>2$), on peut voir apparaître divers complexes de maladie affectant la croissance du plant et le développement ou la reproduction des organismes impliqués dont *H. glycines* (tableau 2.3) (Back *et al.*, 2002; Bond et Wrather, 2004).

Tableau 2.2 Exemples de synergies positives entre le NKS et différentes maladies du soja causées par des champignons pathogènes.

Nom de la maladie	Nom du champignon	Résultat de l'interaction sur le soja	Effet sur la densité (NKS)
Pourriture noire des racines (<i>black root rot</i> ou <i>red crown rot</i>).	<i>Calonectria crotalariae</i>	Augmentent l'intensité et la profondeur des blessures au niveau des racines.	↑
Chancre des tiges.	<i>Diaporthe phaseolorum</i> var. <i>caulivora</i>	Réduisent la croissance du plant.	↓
Fusariose vasculaire.	<i>Fusarium oxysporum</i>	Accentuent le flétrissement du soja.	↑
Pourriture phytophthoréenne.	<i>Phytophthora sojae</i>	NKS favorise la présence de <i>P. sojae</i> et réduisent les apports en nutriments.	↕ ^a
Syndrôme de la mort subite.	<i>Fusarium virguliforme</i> anciennement <i>F. solani</i> f. sp. <i>glycines</i>	Augmentent les symptômes foliaires et réduiraient la reproduction des NKS grâce à la compatibilité de l'utilisation des gènes résistants aux deux nuisances dans le soja.	↓
Pourriture charbonneuse.	<i>Macrophomina phaseolina</i>	Réduisent la production de gousses.	— ^b
Pourriture brune des tiges.	<i>Cadophora gregata</i> anciennement <i>Phialophora gregata</i>	Aggravent l'intensité des pourritures au niveau des racines.	↑

^a Effet neutre et ^b Effet non testé sur les populations de NKS.

Traduit et modifié de Bond et Wrather (2004), p.113 et Kaitani *et al.* (2000), p.193.

Puisqu'ils partagent la même niche écologique et le même hôte, les interactions NKS-champignons pathogènes peuvent modifier la densité de NKS (tableau 2.3). Par exemple, *C. crotalariae* (Overstreet et McGawlay, 1988 et Overstreet *et al.*, 1990), *F. oxysporum* (Ross, 1965 cité par Bergeson, 1972) et *C. gregata* (Sugawara *et al.*, 1997) auront un effet positif sur la reproduction et la densité de population des NKS. À l'inverse, les interactions champignons pathogènes-NKS peuvent avoir un impact négatif sur la densité de NKS comme c'est le cas en présence de *D. phaseolorum* var. *caulivora* (Russin *et al.*, 1989) et de *F. virguliforme*, on parle alors d'effet antagoniste (annexe 3) (McLean et Lawrence, 1995; Roy *et al.*, 1989; Westphal et Xing, 2011). Ainsi, ces interactions ont le potentiel d'accentuer les dommages sur l'hôte, d'augmenter l'inoculum et d'accentuer la diffusion des maladies.

Dans d'autres cas, les complexes de maladies seront caractérisés par des interactions multiples entre le NKS et plusieurs organismes pathogènes de taxons différents qui accentueront ou non la pression sur les plants de soja par effet additif (Bergeson, 1972; Bond et Wrather, 2004). La compréhension des liens qui renforcent ces complexes permet de comprendre pourquoi, dans certaines régions, le NKS cause plus de dommages aux plants qu'ailleurs, alors que les types HG (voir annexe 1) et les sources de résistance utilisées sont essentiellement les mêmes (Bergeson, 1972). Le tableau 2.3 donne quelques exemples de complexes de maladies engendrés par des interactions multiples.

Tableau 2.3 Exemples d'interactions multiples à l'intérieur de complexes de maladie entre le NKS et d'autres organismes nuisibles du soja.

Espèces créant le complexe avec le NKS	Impacts	Références
<i>Septoria glycines</i> (maladie de la tache brune); <i>Xanthomonas axonopodis</i> pv. <i>glycines</i> (pustule bactérienne)	Effet additif sur les pertes de rendement (diminution du nombre de gousses).	Appel <i>et al.</i> , 1984.
<i>Spissistilus festinus</i> (l'hémiptère à trois cornes de la luzerne); <i>Xanthium strumarium</i> ; <i>Cassia obtusifolia</i> ; <i>Ipomoea lacunosa</i> .	Effet additif du NKS, de l'insecte nuisible et des trois mauvaises herbes sur les pertes de rendement (mort des plants, affaiblissement du plant, diminution du nombre de gousses et de leur taille, pas de production de gousses).	Robbins <i>et al.</i> , 1990.
<i>Helicoverpa zea</i> (polyphage), mauvaises herbes annuelles (p. ex. <i>Digitaria sanguinalis</i> ; <i>Panicum dichotomiflorum</i> ; <i>Ambrosia artemisifolia</i> (l'herbe à poux), etc.	Effet additif du NKS, en général, le complexe va retarder la production de gousses à plus tard dans la saison ce qui diminue la production.	Alston <i>et al.</i> , 1993.
<i>Cadophora gregata</i> (pourriture brune de la tige); <i>Aphis glycines</i> (puceron du soja).	Le complexe affecterait positivement la reproduction des NKS sur le soja et réduirait l'exposition des plants aux attaques de pucerons sur les cultivars résistants au NKS. Le complexe a favorisé, sur tous les cultivars, la diminution des pertes de rendement dues à <i>A. glycines</i> et a augmenté celles du NKS. Sur les cultivars susceptibles, le complexe a diminué les impacts négatifs de <i>C. gregata</i> .	McCarville <i>et al.</i> , 2012.

Tel qu'illustré dans le tableau 2.3, généralement les interactions multiples entre le NKS, les champignons, les mauvaises herbes et les insectes auront un effet positif et additif sur les dommages faits aux plants, mais il peut arriver que les relations soient plus complexes et qu'il soit nécessaire d'effectuer des études épidémiologiques plus poussées afin d'identifier la contribution de chaque organisme (Bond et Wrather, 2004; Westphal et Xing, 2011).

En général, afin de contrôler ces complexes et de gérer les risques, on préconisera l'utilisation de cultivars résistants, la lutte chimique et biologique ou certaines pratiques culturales comme la rotation avec des cultures non hôtes ou le labour (Alston *et al.*, 1993; McCarville *et al.*, 2012; Westphal et Xing, 2011). D'ailleurs, la principale source de résistance (PI 88788) contrant le NKS serait résistante, à différents niveaux, à *C. gregata* (Hughes *et al.*, 2004; Patzoldt *et al.*, 2005), au virus de la mosaïque (Gunduz *et al.*, 2004) et même à *A. glycines* (McCarville *et al.*, 2012). Par ailleurs, la gestion efficace des complexes de maladie à l'aide de la résistance est très difficile puisque dans certains cas, par exemple celui de *F. solani* f.sp. *glycines* (syndrome de la mort subite), on n'a pas encore développé des modes de contrôle efficace (Westphal et Xing, 2011). Ainsi, les relations du NKS avec d'autres organismes nuisibles posent encore de nombreux défis quant aux modes de gestion à adopter, car les CC pourraient modifier l'environnement et accentuer les dynamiques (Bond

et Wrather, 2004; Robbins *et al.*, 1990; Westphal et Xing, 2011). D'ailleurs, on s'intéresse de plus en plus à la lutte biologique (utilisation d'antagonistes et de sols suppressifs, détails à l'annexe 3) pour limiter les dommages des complexes de maladies formés avec le NKS (Mazzola, 2002; Mazzola, 2007; Parke, 1996).

2.5 Survie et dispersion

Grâce à divers mécanismes, le NKS parvient aussi bien à s'adapter qu'à survivre à différents niveaux de stress hydriques, thermiques et chimiques (sels, pesticides ou métabolites secondaires des plantes) (Duan *et al.*, 2009; Schroeder et MacGuidwin, 2009). Ainsi, cette section vise à présenter comment le NKS a réussi à se disperser aussi rapidement et à s'introduire avec succès dans une gamme variée d'environnements.

Le NKS parvient à être dispersé grâce à sa capacité d'entrer en dormance (il peut survivre plus de trois ans sous anhydrobiose et neuf ans en diapause) lui permettant de limiter les pertes d'eau et à ne pas éclore en absence d'hôtes puisqu'il est protégé par l'enveloppe de l'œuf, du kyste et par la matrice gélatineuse (Inagaki and Tsutsumi, 1971; Perry et Moens, 2011; Watanabe, 2006). Précisément, sa dispersion sous cet état est facilitée par nombreux vecteurs: le vent, différents contenants servant au transport de graines ou matériel végétal contaminé (semis, racines, branches); des roues de tracteurs ou d'autres équipements agricoles mécanisés; des semelles de bottes ou des vêtements; des poils d'animaux; etc. (Esser, 1980; Inagaki et Tsutsumi, 1971; Kristjansson, 2010; Lehman, 1994). Même un petit amont de terre collé à une roue ou une botte peut contenir des centaines de milliers de kystes pouvant être transportés sur des centaines de kilomètres (Riggs, 2004).

En outre, Slack *et al.* (1972), ont démontré que le NKS pouvait survivre à différentes conditions d'humidité et de températures et cela permettrait son transport sur de longues distances dans l'eau, même sous forme de larve. En 1972, Slack *et al.* ont démontré que les J2 sous forme libre pouvaient survivre et conservaient leur potentiel infectieux au-delà de 630 j dans l'eau entre 0 et 12 °C; 530j à 16 °C; 310j à 20 °C; 120j à 24 °C; 60j à 28 °C; 44j à 32 °C; 15j à 36 °C; 2j à 40 °C. D'ailleurs, en condition d'humidité extrême les NKS survivraient plus longtemps dans les sols que dans l'eau : J2 survit de 7 à 19 mois en sol inondé, de 29 à 38 mois en sol desséché et plus de 90 mois dans un sol ayant la capacité au

champ; enkysté, la survie est de 8 ans (-4 °C) à près de 2 ans (32 °C) en sol humide et de 7 ans (4 °C) à un an (36 °C) en sol sec (Slack *et al.*, 1972). La survie en sol sec serait due à l'absence d'eau qui limiterait le taux d'éclosion et à l'entrée en anhydrobiose (Koenning et Baker, 1995; Van Gundy, 1965; Watanabe, 2006). À l'opposé, la survie en sol inondé serait due à l'absence d'oxygène limitant le taux d'éclosion et à l'entrée en anoxybiose (Slack *et al.*, 1972). À ce propos, on sait que le NKS peut être transporté sur de longues distances par les eaux de ruissellement, d'irrigation et de surface notamment parce qu'on a associé sa présence à des épisodes d'inondations dans le bassin de la *Red River* (Faulkner et Bolander, 1970; Tonneson, 2007). Également, au Nigeria, on a récupéré des kystes, incluant des juvéniles viables d'*H. sacchari*, ayant été emportés par les flots à 8 km de leur source (Lehman, 1994) et au Sahel, chaque année les eaux de ruissellement causent l'infestation de champs par 16 genres et espèces de phytonématodes (Cadet et Albergel, 1999).

Également, grâce à sa plasticité phénotypique, le NKS parvient à survivre et à éviter la congélation grâce à l'enclenchement de la cryobiose ou de la diapause lorsque les conditions de températures sont défavorables à son développement (Duan *et al.*, 2009; Wharton, 2011). Cette capacité lui a permis de survivre à son transport entre les régions chaudes à froides et à la rudesse de l'hiver lui permettant de s'introduire dans une gamme variée d'environnements (Riggs *et al.*, 2001; Wharton, 2011). Les J2 et les mâles adultes actifs sous forme libre dans le sol soumis à de basses températures adopteront une stratégie de tolérance au froid, mais ne survivront pas à ≤ 0 °C (Duan *et al.*, 2009). En comparaison, grâce à l'enveloppe, les juvéniles à l'intérieur des œufs et des kystes vont être en mesure d'adopter une stratégie d'évitement de la congélation (cryobiose) en empêchant la formation de cristaux de glace dans leurs fluides corporels (Wharton, 2011). D'ailleurs, c'est principalement grâce à la présence du tréhalose, de la glycérine et d'une variété de protéines macromoléculaires (protéines de choc thermique, protéines de nucléation de la glace, lipoprotéines, protéines antigels et protéines d'hystérésis thermique) que le NKS est tolérant et évite les chocs thermiques (Grewal et Jagdale, 2002; Wharton, 2011). Par exemple, les œufs enkystés restent viables en cryobiose durant plus de 7 mois à -40 °C (Ichinohe, 1955 cité par Slack *et al.*, 1973) et 18 mois à -24 °C (Slack et Hamblen, 1961).

De plus, grâce à l'entrée en quiescence, le NKS peut supporter voire s'adapter à différentes concentrations de sels, à la présence de substances toxiques nématocides, etc.) et à la traversée d'un tractus digestif (Duan *et al.*, 2009; Schroeder et MacGuidwin, 2010; Viglierchio, 1990; Viglierchio et Brown, 1989). En réalité, lors de périodes de sécheresses et de pluies favorisant la mise en solution de sels, les nématodes phytoparasites du sol survivent grâce à l'inhibition de leur éclosion et par l'entrée en quiescence (osmobiose) (Van Gundy, 1965). D'ailleurs, selon Van Gundy (1965), la majorité des nématodes vivant dans les sols pourrait supporter de 15 à 20 atmosphères (atm) durant une courte période de temps, ce qui représente un niveau de pression osmotique bien au-dessus des 2 atm qui sont atteints en général dans les sols, démontrant la force de leur résilience en conditions adverses. D'autre part, Schroeder et MacGuidwin (2010) ont réussi à démontrer que les NKS juvéniles en cryobiose et protégés dans l'œuf assimilaient beaucoup moins de composés toxiques ce qui assurait leur survie comparativement à leurs pairs actifs. Également, l'enveloppe des œufs, en particulier des kystes, limite la pénétration de nombreuses substances chimiques telles que celles présentes dans le système digestif des animaux (Epps, 1971; Perry, 1989). En effet, il a été démontré que les œufs enkystés et les larves de NKS pouvaient survivre à leur passage à travers le tractus digestif de porcs (*Sus scrofa domesticus*) et de trois espèces d'oiseaux (*Molothrus ater* P. Boddaert, 1783 (vacher à tête brune), *Quiscalus quiscula* L. 1758 (quiscale bronzé) et *Sturnus vulgaris* L., 1758 (étourneau sansonnet)) (Epps, 1971). Cela renforce l'hypothèse que certains oiseaux migrateurs tels que des canards et des oies (famille des *Anatidae*) voire des mouettes, des sternes et des goélands (famille des *Laridae*) pourraient aisément être des vecteurs de transport de NKS autant sur courtes, moyennes et longues distances (Epps, 1971).

Bref, pour éviter la dispersion de cette espèce, il semble que beaucoup de moyens de contrôle doivent être entrepris puisque le nombre de vecteurs de dissémination potentiels est important et leur résilience élevée. Cependant, malgré la prévention, les effets des CC doivent être considérés, car ils pourraient modifier les dynamiques entre le NKS et le milieu.

2.6 Réponses attendues du NKS dans un contexte de changements climatiques

Les diverses activités anthropiques ont pour effet d'altérer les composantes atmosphériques qui ont une incidence sur le climat, notamment sur les régimes de pluies et les températures

(Boland *et al.*, 2004; Colagiero et Ciano, 2011; Ghini *et al.*, 2008). Les impacts des CC varieront selon les régions et dans le temps, cependant, ils causeront indéniablement des changements autant au niveau de la productivité des plantes qu'à celui du cycle de vie, de la répartition géographique des organismes pathogènes que sur leurs vecteurs de transport (Colagiero et Ciano, 2011; Oerke, 2006; Rosenzweig *et al.*, 2001). Ainsi, cette section s'attardera à mettre en relation les CC attendus, notamment la hausse des températures, puis la fluctuation des précipitations, avec les modifications potentielles du cycle de vie des NKS, de leurs interactions biotiques, leur distribution potentielle et les options de gestion.

2.6.1 Impacts potentiels de la modification des régimes de températures et de précipitations sur le NKS

Le NKS peut effectuer son cycle de vie complet (dans l'œuf et la racine) de façon optimale à des températures situées entre 18 et 28 °C (Alston et Schmitt, 1988). En général, on voit apparaître de deux à cinq générations par saison de croissance selon les emplacements géographiques et les conditions météorologiques (Chen *et al.*, 2001; Subbotin *et al.*, 2010). Toutefois, étant donné la hausse des températures imputable aux CC, il semblerait que dans les régions productrices de soja situées en zones tempérées les sols se réchaufferaient rapidement ce qui signifie que les périodes d'activité microbienne (≥ 5 °C) seront allongées (Brinkman et Sombroek, 1996). Par exemple, au Canada, il semblerait que le sol se réchaufferait plus rapidement et plus hâtivement dans la saison à l'est qu'à l'ouest, ce qui représenterait une augmentation de 0,26-0,30 °C/10 ans à des profondeurs situées entre 5 et 150 cm (Qian *et al.*, 2011). Par conséquent, comme c'est dans les provinces de l'est que le soja est essentiellement cultivé (Ontario, Québec et Maritimes), il risque d'y avoir un plus grand nombre de générations de NKS par saison de croissance, ce qui pourrait augmenter le niveau de dommages et réduire le rendement causant d'importants impacts économiques (Qian *et al.*, 2011). De leur côté, Boland *et al.* (2004) prévoient que la hausse des températures du sol en hiver limitera la viabilité des œufs donc l'inoculum de départ. Cela serait causé par les redoux hivernaux qui causeraient la sortie hâtive de NKS de la dormance et provoquerait une désynchronisation avec la phénologie de l'hôte (Alston et Schmitt, 1987; Qian *et al.*, 2011; Riggs *et al.*, 2001; Wharton *et al.*, 2011). De plus, selon Boland *et al.* (2004), les étés plus chauds augmenteront la durée de la saison de croissance, favoriseront des taux d'éclosion et un nombre d'infections plus élevés, accéléreront le

développement dans l'œuf et le nombre de générations par saison, ce qui amplifiera de façon significative l'impact négatif global du NKS sur le développement racinaire du soja (Alston et Schmitt, 1987; Koenning et Barker, 1995). Combiné à cela, les étés plus secs favoriseront les stress thermiques et hydriques du plant et amplifieront la sévérité des symptômes foliaires à cause du mauvais développement racinaire qui limite l'acheminement des nutriments et de l'eau aux parties aériennes du soja (Alston et Schmitt, 1987; Boland *et al.*, 2004; Koenning et Barker, 1995). Cependant, les températures hivernales et estivales plus douces pourraient favoriser certains microbes antagonistes accentuant la compétition avec le NKS et ainsi diminuer les populations (Boland *et al.*, 2004).

Selon les prédictions générales, il y aura fort probablement une augmentation mineure des précipitations au niveau des tropiques, probablement une baisse au niveau des régions subtropicales et désertiques et une faible augmentation au niveau des zones froides et tempérées (Brinkman et Sombroek, 1996; Seneviratne *et al.*, 2010). En ajoutant les modifications que subiront l'évapotranspiration et les températures en fonction des CC, l'humidité du sol devrait passablement diminuer en Amérique et en Europe, augmenter au niveau des zones tropicales et subtropicales et diminuer dans les zones désertiques (froides et chaudes) (Seneviratne *et al.*, 2010). En outre, selon Rosenzweig (2001), un sol humide facilitera la propagation des nématodes qui peuplent les films ou pores couverts d'eau. Par conséquent, dans certaines régions productrices de soja (p. ex. le sud du Québec, le nord de la Chine ou l'est de l'Argentine) où les sols conserveront ou gagneront en humidité, la migration des juvéniles vers les racines et des mâles adultes vers les femelles sera facilitée (Colagiero et Ciancio, 2011; Seneviratne *et al.*, 2010). Ainsi, le cycle reproductif sera accompli plus rapidement et le nombre de sites d'infection augmentera causant des retards de croissance et accentuant le nombre d'avortement de gousses (Chen *et al.*, 2001).

Toutefois, en dépit de l'accroissement des pertes de production que le NKS occasionnera, la surutilisation de moyens de contrôle chimiques et génétiques actuellement préconisés accentuera la dégradation des agroécosystèmes (Colagiero et Ciancio, 2011; Ghini *et al.*, 2008; Rosenzweig, 2001). Couplé avec les impacts directs et indirects attribuables aux CC, on peut penser que la production de denrées alimentaires sera lourdement affectée dans les prochaines décennies causant de nombreux problèmes sociaux (Colagiero et Ciancio, 2011;

Ghini *et al.*, 2008; Rosenzweig, 2001). Par conséquent, il faudrait évaluer les solutions de mitigation des effets des CC sur la production de cette importante source de protéine et d'huile (Dwevedi et Kayastha, 2011; Raghuvanshi et Blisht, 2010).

2.6.2 Impacts potentiels de la hausse des températures, des précipitations et des événements climatiques extrêmes sur le comportement des NKS.

On prévoit globalement que la température de l'air augmentera entre +2 °C et +4 °C, que les précipitations seront de 5 à 15 % plus importantes et que les événements climatiques extrêmes (vagues de chaleur, pluies torrentielles, etc.) seront plus fréquents d'ici la fin du siècle (Pautasso *et al.*, 2012; Rosenzweig *et al.*, 2001). Ces changements auront des impacts sur les agroécosystèmes, notamment sur la production, à cause de la modification des aires de distribution et prévalence des maladies et des organismes nuisibles (Colagiero et Ciancio, 2011; Fuhrer, 2003; Ghini *et al.*, 2008; Rosenzweig *et al.*, 2001).

Comme le NKS ne parvient à se déplacer que sur quelques centimètres, sa dispersion à grande échelle doit obligatoirement reposer sur des vecteurs de transport (Lehman, 1994). Parmi ceux-ci, on retrouve les hommes (incluant leurs propres moyens de transport ou machinerie) et les animaux, mais également des vecteurs abiotiques comme le vent et les cours d'eau (Lehman, 1994). Ainsi la hausse du nombre d'événements violents tels que des tornades ou des tempêtes tropicales pourrait permettre le transport des kystes et œufs de NKS localement, alors que celle du nombre d'ouragans, voire la hausse des vitesses des courants de la haute atmosphère, aurait le potentiel pour les entraîner à l'intérieur de nouvelles régions (Boxall *et al.*, 2009; Colagio et Ciancio, 2011; Rosenzweig *et al.*, 2001).

D'autres événements tels que les vagues de chaleur et les sécheresses qui surviennent souvent conjointement et qui sont souvent accompagnés de forts vents et d'une forte irradiation solaire seront amplifiés dans le futur (Lehman, 1994; Rosenzweig *et al.*, 2001). Comme il existe une corrélation entre les épisodes de sécheresse et les infestations de NKS, la hausse de ce type d'événement sera néfaste pour la culture du soja (Rosenzweig *et al.*, 2001). En outre, à moyenne échéance, ce type d'événement causera la réduction de la biomasse aérienne des plants et cette réduction de la couverture végétale favorisera autant l'érosion hydrique que celle du vent (Rosenzweig *et al.*, 2001). Par conséquent, si les forts

vents ou la pluie devaient perdurer les probabilités que le NKS soit dispersé par l'érosion éolienne ou hydrique des sols agricoles seraient accentuées, et ce, aux échelles locale et régionale (Boxall *et al.*, 2009; Colagiero et Ciancio, 2011). Également, l'augmentation du nombre d'inondations liées aux pluies torrentielles favorisera le lessivage des sols agricoles de surface entraînant un bon nombre de kystes vers les cours d'eau (Boxall *et al.*, 2009; Rosenzweig *et al.*, 2001). D'ailleurs, l'augmentation de l'irrigation liée à la hausse des températures et des sécheresses pourrait favoriser l'introduction du NKS dans de nouveaux champs si les eaux sont infectées (Boxall *et al.*, 2009).

Déjà, on prévoit que les CC accentueront les troubles physiologiques des plants causés par des carences en nutriments, les polluants atmosphériques, les stress thermiques et hydriques et, de façon indirecte, par la surutilisation de pesticides, d'herbicides et des autres contrôles chimiques dans les agroécosystèmes (Boland *et al.*, 2004; Ghini *et al.*, 2008). Par conséquent, le plant affaibli sera plus susceptible aux diverses maladies, aux insectes, aux nématodes, à la compétition avec les mauvaises herbes et aux autres organismes nuisibles qui eux, pourraient être avantagés par les CC (Boland *et al.*, 2004; Colagiero et Ciancio, 2011; Ghini *et al.*, 2008). Ainsi, dans une région où les sols seraient plus chauds et humides et où les sites d'infection sur les racines seraient plus nombreux, on peut penser que le nombre d'entrées possibles pour les champignons transmis par le sol seront plus nombreux et que les complexes de maladie en association avec les NKS seront renforcés (Back *et al.*, 2002; Chakraborty *et al.*, 2000; Rosenzweig *et al.*, 2001; Williamson et Hussey, 1996). En revanche, l'élévation des températures et de l'humidité du sol pourrait favoriser la densité d'antagonistes tels que les champignons du genre *Pasteuria spp.* ou *Fusarium spp.* (voir l'annexe 3) et limiter les dommages causés par les NKS (Colagiero et Ciancio, 2011).

De plus, avec la modification du climat (principalement les températures et les précipitations) le zonage agroclimatique sera modifié et le soja pourrait être cultivé dans de nouvelles régions (Chakraborty, 2000). Par exemple, dans les régions tempérées (Québec, Russie, etc.), l'augmentation de la durée de la saison de croissance pourrait permettre la culture du soja dans les régions situées plus au nord (Bélanger et Bootsma, 2000). Conséquemment, cette extension de la zone de production du soja pourrait favoriser l'introduction de nouvelles espèces potentiellement plus compétitives que celles déjà présentes et causer une

modification profonde des interactions entre les espèces formant les complexes de maladies (Boland *et al.*, 2004; Ghini *et al.*, 2008). Ces nombreuses incertitudes quant à la forme que prendront les complexes de maladies formés par de multiples bioagresseurs en interaction avec le NKS compliquent l'expression de prédictions et l'élaboration de moyen de gestion à court, moyen et long terme (Rosenzweig *et al.*, 2001).

En considérant la situation d'un autre point de vue, les effets combinés de la hausse du CO₂, des UVB, de l'O₃ et des autres gaz sur les organismes pathogènes varient selon l'espèce, il est difficile de prévoir si les complexes de maladies en interaction avec les NKS seront accentués ou limités dans le futur (Boland *et al.*, 2004). En revanche, parmi les polluants atmosphériques, il semblerait que l'O₃ et que la combinaison de l'O₃ et le SO₂ modifieraient la translocation des métabolites des racines du soja, qui eux, altéreraient la qualité et la quantité de nutriments disponibles dans le syncytium pour le NKS (Weber *et al.*, 1979). Corollairement, l'O₃ seul ou en combinaison réduiraient le nombre de mâles et à échéance, le nombre de NKS des générations subséquentes (Weber *et al.*, 1979). Par conséquent, la diminution du nombre de NKS limiterait le nombre de complexes NKS-pathogènes de même que le nombre d'entrées potentielles dans les racines pour les champignons du sol.

Par ailleurs, depuis les années 1940, on a constaté que la quantité de pesticides épandus et leur niveau de toxicité étaient 33 fois plus importants qu'auparavant, ce qui a soulevé des questions quant aux répercussions sur l'environnement et la santé humaine (Rosenzweig *et al.*, 2001). Dans un contexte de CC, on prévoit qu'il y aura une exacerbation des infestations d'organismes nuisibles aux cultures et de l'utilisation des divers moyens de contrôle chimiques et cela affectera grandement les dynamiques des pathosystèmes régionaux, mais également les risques pour l'environnement et la santé humaine (Bauxall *et al.*, 2009; Chakraborty *et al.*, 2000; Rosenzweig *et al.*, 2001). Évidemment, il existe quelques incertitudes quant aux impacts qu'auront les CC sur les agroécosystèmes puisque les ensembles d'éléments étudiés sont très complexe. C'est pourquoi, il est primordial d'élaborer dès maintenant des stratégies de prévention, d'atténuation et de surveillance des impacts des CC sur les agroécosystèmes avant qu'il y ait des répercussions sur la nature et sur l'être humain, ce à quoi pourrait répondre la modélisation des éléments du CC sur l'étude du cycle de vie d'organismes nuisibles tels que le NKS (Colagiero et Ciancio, 2011).

Chapitre 3

Utilisation de modèles bioclimatiques et d'analogues spatiaux pour prédire et faciliter la gestion des impacts d'*H. glycines* sur la production de soja dans un contexte de changements climatiques

Étude de cas au Québec

Au Québec, le NKS est devenu une EEE émergente, car il vient d'être détecté à Saint-Anicet durant l'été 2013 (Mimee *et al.*, sous presse). C'est pourquoi on s'intéresse à prévoir le type d'impact qu'il générera sous les conditions environnementales et climatiques prévalent au Québec. Également, on s'intéresse aux impacts qu'auront les CC sur les dynamiques qu'entretiennent les NKS avec le soja à l'intérieur des agroécosystèmes québécois. Cependant, malgré l'existence de nombreux modèles climatiques prédisant les impacts des CC sur divers systèmes, les modèles biophysiques régionaux ne peuvent à eux seuls répondre à toutes les incertitudes concernant l'évolution du pathosystème soja-NKS (Chakraborty, 2013; Scherm, 2004). Par conséquent, il faut inclure les éléments ayant trait à la biologie, à la phénologie et au cycle de vie de l'hôte et de son parasite dans les modèles climatiques afin de prédire quels types d'impacts générera cet EEE, quelles mesures d'adaptation et stratégies d'intervention devront être mises en place et quelle direction devra prendre la recherche. C'est dans cette optique que s'inscrit l'étude de cas centrée sur le Québec présentée dans ce chapitre.

3.1 Portrait de l'agriculture et de la culture du soja au Québec.

Afin d'illustrer l'importance de la culture du soja au Québec, cette section dressera le portrait de l'agriculture en focalisant sur les principales cultures, sur les régions productrices et en présentant les impacts attendus des CC sur la production agricole.

3.1.1 Portrait général de l'agriculture au Québec

Ce sont principalement le foin, le maïs-grain, le maïs fourrager et le soja qui dominent l'agriculture québécoise en termes de superficies cultivées (Figure 3.1) (Institut de la statistique du Québec (ISQ), 2013a).

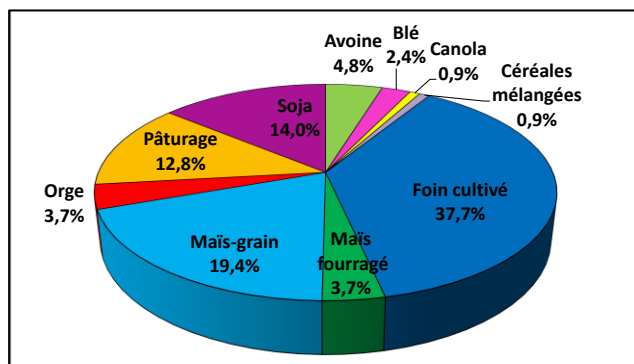


Figure 3.1 Superficies ensemencées en 2012 des différents types de grandes cultures au Québec.

Source : ISQ, 2013a.

Le soja arrive au troisième rang en termes de superficies cultivées (figure 3.1), mais atteint le second rang derrière le maïs-grain, lorsqu'évalué en fonction de la production totale de grains (Fédération des producteurs de cultures commerciales du Québec (FPCCQ), 2009). En outre, les superficies cultivées ne cessent de gagner en importance, en dix ans (2002-2012) elles ont plus que doublé, passant de 135 kha à 280 kha (ISQ, 2003; ISQ, 2013a). Durant la même période, la production totale a augmenté de 260 % (315 kt à 825 kt) (ISQ, 2003; ISQ, 2013a). Grâce à ces hausses, les recettes monétaires ont augmenté de 500%. Précisément, en 2002, on a généré près de 92 M\$ CA ($\approx 291,95 \text{ \$CA/t}$) et en 2012, environ 460 M\$ CA ($\approx 557,27 \text{ \$CA/t}$) (Statistique Canada, 2013). Cependant, à l'heure actuelle, seules quelques régions administratives du Québec produisent du soja (figure 3.2ab).

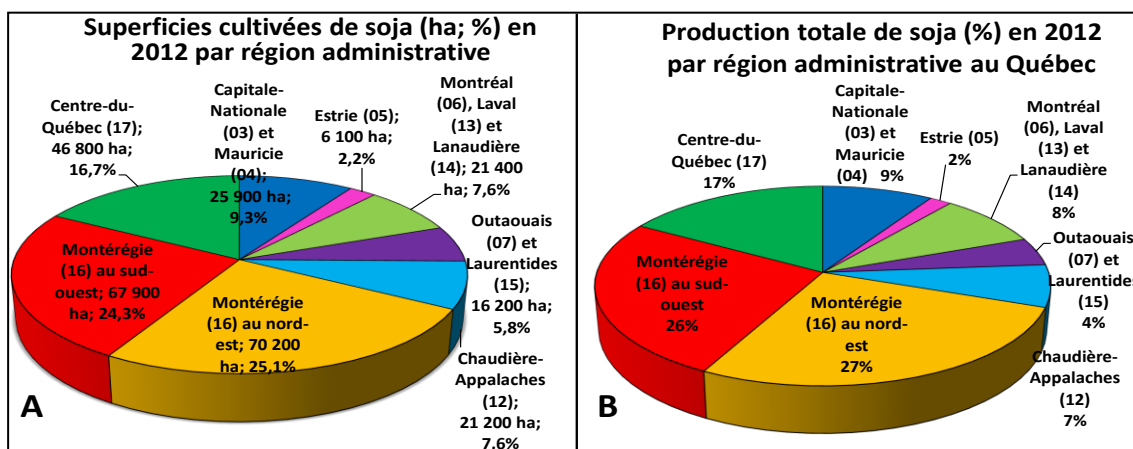


Figure 3.2 Répartition par région administrative des superficies cultivées de soja (A) et du pourcentage de la production totale de grains (B) en 2012.

Source : ISQ, 2013a.

Au Québec, les principaux producteurs de soja sont la Montérégie, le Centre-du-Québec et la Capitale-Nationale (Mauricie) qui produisent près de 80% du total (figure 3.2b) sur plus de 75% des superficies (figure 3.2a). La figure 3.3 présente les régions productrices.

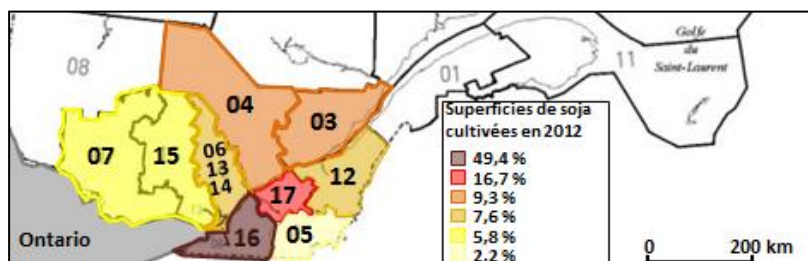


Figure 3.3 Carte des superficies de soja par région administrative*.

* 03 = Capitale-Nationale; 04 = Mauricie; 05 = Estrie; 06 = Montréal; 07 = Outaouais; 12 = Chaudière-Appalaches; 13 = Laval; 14 = Lanaudière; 15 = Laurentides; 16 = Montérégie; 17 = Centre-du-Québec.

Sources : Gouvernement du Québec, 2005 (fond de carte); ISQ, 2013a (données).

Les autres régions administratives représentent, quant à elles, près de 20 % des superficies cultivées (figures 3.2a et 3.3) et de la production totale (figures 3.2b). Toutefois, à la faveur des CC, les zones agroclimatiques du Québec seront modifiées et la distribution du soja s'étalera au nord à l'horizon 2050 (2041-2070) (Atlas agroclimatique du Québec, 2012).

3.1.2 Impacts attendus des changements climatiques sur l'agriculture au Québec.

Selon divers modèles et scénarios climatiques, d'ici l'horizon 2050, certaines régions du Québec, surtout les plus septentrionales, verront leurs températures grimper de +2°C à +7°C en hiver et de +1,5°C à +4°C en été (Bourque et Simonet, 2008). Également, le régime de précipitation devrait varier de l'ordre de -1% à +32% en hiver, et de -10% à +19% en été (Bourque et Simonet, 2008). En outre, la durée de la saison de croissance tout comme les indices thermiques (unités thermiques maïs (UTM)), indiquant quels MG pourront être cultivés au Québec seront modifiés (Atlas agroclimatique du Québec, 2012; Bélanger et Bootsma, 2005; Bourque et Simonet, 2008). Selon Bélanger et Bootsma (2005), la durée de saison de croissance du soja au Québec prévue pour l'horizon 2050 devrait augmenter de 27 à 38 j par rapport au passé récent (1961-1990), la date du dernier gel printanier avancée de 12 à 20 j et celle du premier gel automnal repoussée de 15 à 18 j. De plus, durant la même période, les UTM de l'ensemble du territoire québécois devraient passer de 2390 (MG 000) à 3088 (MG II) UTM (Bélanger et Bootsma, 2005; Ontario Soybean and Canola Comitee (OSACC), 2013). Ainsi, il sera possible de planter des cultivars de soja plus tardif

(augmenteront le rendement) et certaines régions telles le Saguenay, l'Abitibi, le Bas-Saint-Laurent ou la Gaspésie (UTM < 2500 ou MG 000) devraient pouvoir s'ouvrir à cette culture (Bélanger et Bootsma, 2005; OSACC, 2013).

Cependant, ces projections ne prennent pas en compte l'effet bénéfique de l'élévation du CO₂ sur la croissance des parties aériennes et racinaires (Gregory *et al.*, 2009; Rogers *et al.*, 1992; Singh *et al.*, 1996). En outre, peu d'études ont évalué les impacts causés par les CC sur les interactions «plante-pathogènes» et sur la modification des paramètres environnementaux (sécheresses, inondations, érosion, ruissellement, élévation du CO₂, etc.) sur la dispersion et l'adaptation des organismes nuisibles (Gregory *et al.*, 2009; Scherm, 2004). Par conséquent, la hausse du rendement prévue pourrait être en deçà des prédictions dans le cas où des EEE seraient introduites ou bien dans celui où un agent pathogène serait avantagé (Bourgeois *et al.*, 2004; Gregory *et al.*, 2009; Scherm, 2004). Ces raisons justifient l'importance d'évaluer les risques d'introduction du NKS au Québec et de développer un modèle bioclimatique qui permettra d'élaborer des stratégies de contrôle.

3.1.3 Distribution du NKS en Ontario et au Québec.

Depuis 1987, le NKS s'est introduit dans plusieurs comtés ontariens et depuis l'été 2013, sa présence a été confirmée à St-Anicet, en Montérégie, au Québec (figure 3.4) (ACIA, 2011ab; Kristjansson, 2010; Mimee *et al.*, sous presse).

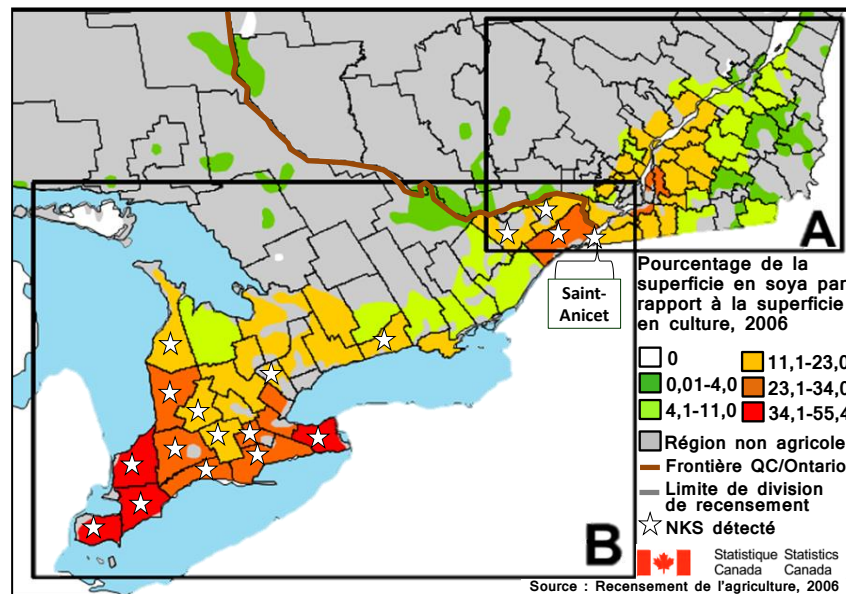


Figure 3.4 Zones de production du soja (A) Québec et (B) Ontario (recensement 2006) et lieux où le NKS a été détecté.

Sources : Kristjansson, 2010; Mimee *et al.*, sous presse; Statistique Canada, 2006.

Étant donné la continuité des zones de culture du soja entre l'Ontario et le Québec (figure 3.4), les voies d'entrées pour le NKS sont nombreuses. En effet, au chapitre 2, il a été démontré que le NKS pouvait être dispersé via de nombreux vecteurs anthropiques (sur l'équipement agricole, le matériel végétal, etc.) et naturels (vent, eau, etc.) (Esser, 1980; Kristjansson, 2010; Lehman, 1994). Également, à l'échelle de la faune, certains animaux terrestres peuvent favoriser sa dispersion et les kystes peuvent survivre à leur passage dans le tractus digestif des oiseaux (Epps, 1971; Kristjansson, 2010; Lehman, 1994). En outre, théoriquement, ils pourraient être transportés par certains insectes comme c'est le cas pour le nématode *Rhadinaphelenchus cocophilus* et *Bursaphelenchus xylophilus* (Esser, 1980). C'est probablement par le biais de l'un de ces vecteurs que le NKS a été introduit récemment au Québec. C'est pourquoi il est important de modéliser leur cycle de vie au Québec afin d'identifier les lieux potentiels d'introduction et limiter sa propagation.

3.2 Conceptualisation du modèle stimulant l'impact des températures sur le cycle de vie du nématode à kyste du soja

Les EEE tel le NKS ont le potentiel d'endommager les diverses cultures agricoles et de réduire les rendements de façon assez prononcée pour affecter l'économie à l'échelle du

pays comme c'est le cas actuellement en Amérique du Nord et du Sud et en Asie (Wrather *et al.*, 2010; Zhang *et al.*, 2013). Or, peu d'études se sont penchées sur les impacts sur l'hôte du changement des dynamiques des endoparasites à la faveur des CC à l'aide d'un modèle bioclimatique. Ainsi, cette section vise à présenter les éléments pouvant limiter la reproduction et la dispersion du NKS et, sur la base de ces limites, créer un modèle mathématique simulant le cycle de vie du parasite en fonction du climat. Également, des analogues spatiaux seront déterminés afin d'identifier les modes de contrôle du NKS normalement préconisés et d'évaluer la possibilité de les appliquer au Québec. Finalement, certains éléments susceptibles d'améliorer le modèle seront identifiés.

3.2.1 Éléments limitant le développement et la distribution d'*Heterodera glycines*

Dans l'optique de développer un modèle simulant le cycle de vie du NKS, il fallait intégrer les éléments ayant un potentiel limitant sur leur développement, dont le plus important, la température. Les taux métaboliques des organismes poïkilothermes, tel le NKS, sont régulés par les températures extérieures et le développement est perturbé lorsque celles-ci atteignent les extrêmes des optimums thermiques puisque les enzymes qui catalysent ces processus fonctionnent dès lors au ralenti (Masler *et al.*, 2008). Chez le NKS, il existe différentes gammes de températures optimales : embryogenèse à éclosion (24°C), infection des racines (18°C à 25°C) et reproduction (23°C à 28°C) (Alston et Schmitt, 1988; Duan *et al.*, 2009). Ainsi, la hausse des températures imputable aux CC pourrait influencer le cycle de vie du NKS et favoriser une apparition plus hâtive en saison, élever le nombre de générations, augmenter la densité de population, modifier l'aire de distribution, modifier le synchronisme et les interactions avec le soja.

D'autres éléments sont reconnus pour limiter la distribution géographique, la reproduction, la survie et l'infection des racines par le NKS et sont liés à la présence d'hôtes alternatifs, à la texture, à l'humidité du sol et aux valeurs extrêmes de température et d'humidité. Cependant, ces éléments n'ont pas été retenus dans le modèle pour plusieurs raisons. D'abord, le nombre d'hôtes alternatifs du NKS est assez élevé (Goheen *et al.*, 2013) et la précision et la disponibilité des données liées à leur répartition sont très limitées. Également, la texture du sol a été écartée du modèle puisque les sols dominants des zones infectées par le NKS en Ontario et ceux des zones de production du soja au Québec sont

comparables. On y retrouve principalement des brunisols, des luvisols et des gleysols qui sont tous des loams sablonneux à argileux (Institut de recherche et de développement en agroenvironnement (IRDA), 2008; Université de la Saskatchewan, s.d). En outre, malgré l'existence d'un taux d'humidité optimal pour le développement du NKS (entre 25 et 35 kPa - 0 et 45 cm de profondeur) (Heatherly *et al.*, 1982), il aurait fallu intégrer le type de sol et la texture dominante avec une précision s'ajustant à la grille (10X10 km). Un modèle existe, mais il n'est pas calibré pour les simulations à grande échelle (Bourgeois, comm. pers.). C'est pourquoi seule la température a été retenue comme variable limitant le développement du NKS dans le modèle et pour la création des courbes de réponse.

3.2.2 Création des courbes de réponse à la température

Afin d'obtenir un taux de développement en fonction des températures, trois articles (Alston et Schmitt, 1988; Lauritis *et al.*, 1983; Ross, 1964) ont été retenus puisqu'ils fournissaient les données brutes nécessaires au calcul des courbes de réponse de chaque stade du cycle de vie du NKS. Précisément, l'article d'Alston et Schmitt (1988) et de Lauritis *et al.* (1983) ont fourni les données nécessaires au calcul de la courbe de réponse à la température à l'intérieur de l'œuf (de l'embryogenèse à l'éclosion (J2)) et celui de Ross (1964) et de Lauritis *et al.* (1983) ont permis de calculer celle associée au développement à l'intérieur de la racine (de la pénétration (J2) à la reproduction des adultes) (Figure 3.5).

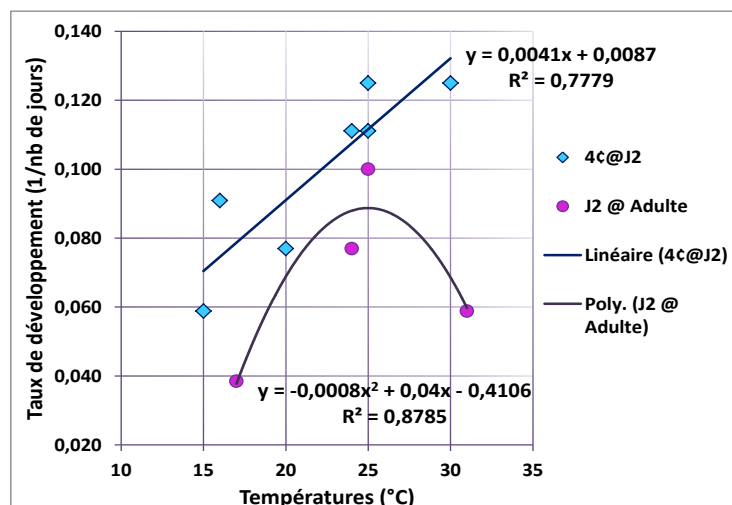


Figure 3.5 Courbes de réponse à la température extérieure à l'intérieur de l'œuf (quatre cellules à J2*) et à l'intérieur de la racine (J2 à adulte**).

*(4c @ J2) et ** (J2 @ Adulte)

Sources : Alston et Schmitt, 1988, p. 368; Lauritis *et al.*, 1983, p. 275; Ross, 1964, p. 1229.

L'analyse visuelle de la figure 3.5 de même que les recherches antérieures menées par Alston et Schmitt (1988) suggèrent que le taux de développement du NKS est linéaire entre 15 et 30°C. Par conséquent, l'équation associée est celle d'une droite :

$$y = 0,0041x + 0,0087 \quad (\text{Éq. 3.1})$$

dans cette dernière, y représente la proportion du développement embryonnaire dans l'œuf complété par jour et x la température. Cependant, il est reconnu que le développement du NKS dans l'œuf est limité à certaines températures qui peuvent même être létales. En effet, selon Melton *et al.* (1986) le développement embryonnaire plafonnerait à 32°C, mais il se poursuivrait à un rythme plus lent jusqu'à 35°C. À l'inverse, la limite inférieure des températures permettant le développement embryonnaire du NKS jusqu'à J1 serait de 10°C, mais pour atteindre J2, la température basale serait de 15°C (Alston et Schmitt, 1988). Pour leur part Melton *et al.* (1986) ont affirmé qu'il y avait atteinte de J2 à l'intérieur de l'œuf à 14°C, mais cette valeur est estimée. Ainsi, le modèle sera programmé de manière à ce qu'en deçà de 15°C ou qu'au-dessus de 32°C, le développement soit arrêté et ne reprenne qu'au retour des températures situées à l'intérieur de cette plage. Cependant, le nombre de jours, lui, continuera d'être compté afin de connaître le temps requis pour produire une génération.

Les articles de Ross (1964) et de Lauritis *et al.* (1983) ont fourni les données brutes nécessaires au calcul de la courbe de réponse à la température à l'intérieur de la racine (de J2 au stade adulte) (Figure 3.5). L'analyse visuelle des données suggère l'utilisation d'une parabole couplée à une équation polynomiale :

$$y = -0,0008x^2 + 0,04x - 0,4106 \quad (\text{Éq. 3.2})$$

où y représente la proportion du développement de J2 au stade adulte (stade libre pour le mâle et production de la matrice gélatineuse pour la femelle) complété dans la racine par jour et x , la température. D'ailleurs, plusieurs articles traitant de sujets connexes (Creech *et al.*, 2007; Duan *et al.*, 2009; Melton *et al.*, 1986; Slack *et al.*, 1972) tendent à démontrer que cette formule s'ajuste bien à la réalité. Cependant, certaines limites doivent corriger cette équation. En effet, selon Ross (1964), à 10°C aucun développement à l'intérieur de la racine n'a été constaté. Par conséquent, l'équation ne sera pas appliquée lors de la simulation lorsque les températures du sol atteindront moins de 10°C. Comme cette température n'est pas létale pour le NKS (Creech *et al.*, 2007; Slack *et al.*, 1972), le développement reprendra

en concomitance avec le réchauffement du sol. En outre, puisque la mortalité des juvéniles augmente considérablement à plus 31°C et que le stade adulte peut être atteint à 32°C, mais pas à 35°C (Ross, 1964; Slack *et al.*, 1972), l'équation ne sera pas appliquée lorsque les températures dépasseront 34°C. Par contre, le compteur continuera d'accumuler les journées afin de connaître le temps requis pour compléter une génération.

Les paramètres physiologiques requis pour la modélisation sont résumés au tableau 3.1.

Tableau 3.1 Paramètres physiologiques liés au développement du NKS.

Stades correspondant au taux de développement	Température de base de développement (Tbase)	Températures optimales de développement (Topt)	Température supérieure de développement (Tsup)
Développement dans l'œuf (4 cellules à J2)	15°C	20°C @ 31°C	32°C
Développement dans la racine (J2 à adulte)	10°C	17°C @ 28°C	34°C

Sources : Alston et Schmitt, 1988, p.370; Duan *et al.*, 2009, p.318; Kristjansson, 2010, p.10; Lauritis *et al.*, 1983; Melton *et al.*, 1986, p.473-474; Ross, 1964, p.1228; Slack *et al.*, 1972, p.265; Subbotin *et al.*, 2010.

Comme les paramètres associés à la migration du mâle vers la femelle et à la reproduction étaient très complexes à simuler, un délai de trois jours a été appliqué avant la reprise de l'embryogenèse. L'impact sur le modèle devrait être mineur puisque selon Lauritis *et al.* (1983), la fécondation survient dans les deux jours suivant la production de la masse d'œufs. En outre, afin d'appliquer le modèle aux données géographiques, climatiques et de cibler les options de gestion du NKS, les données associées aux analogues spatiaux préalablement déterminés par Gagnon *et al.* (2013) dans leur étude sur la gestion des ennemis des cultures en contexte de CC, ont été récupérées et sont décrites dans la section suivante.

3.2.3 Analogues spatiaux

Le rôle des analogues spatiaux est de pouvoir visualiser en temps réel un ensemble d'événements ou de situations en observant ceux-ci à l'intérieur de régions qui possèdent les mêmes paramètres climatiques que ceux prévus dans le futur dans la région visée (Gagnon *et al.*, 2013). Les analogues spatiaux utilisés dans le cadre de cette étude ont préalablement été déterminés par Gagnon *et al.* (2013) sur la base de neuf simulations climatiques provenant d'un modèle à haute résolution, le Modèle régional canadien du climat (MRCC 4.2.3) et sont présentés au tableau 3.2.

Tableau 3.2 Liste des simulations utilisées pour l'étude de cas.

Scénarios	Modèles * (MRC Pilote#membre)	Résolution	Domaine	Pas de temps	Données simulées	Special Report on Emission Scenario (SRES)**
S1	MRCC 4.2.3 CGCM3#4	45 km	Am. du Nord (200x192 points de la grille); Québec (111x87 points de la grille)	15 min	Températures minimales et maximales (°C) et précipitations (mm)	A2
S2	MRCC 4.2.3 CGCM3#5					A2
S3	MRCC 4.2.3 CGCM3#1					A2
S4	MRCC 4.2.3 CGCM3#2					A2
S5	MRCC 4.2.3 CGCM3#3					A2
S6	MRCC 4.2.3 CRNM-CM3#1					A1B
S7	MRCC 4.2.3 ECHAM5#1					A2
S8	MRCC 4.2.3 ECHAM5#2					A2
S9	MRCC 4.2.3 ECHAM5#3					A2

*Pour plus de détails sur les simulations issues de modèles généraux du climat (GCM) d'où proviennent les données pilotes voir Scinocca *et al.* (2008), pour le Canadian Global Climate Model (CGCM3) voir Jungclaus *et al.* (2006), pour ECHAM5 voir Salas-Melia *et al.* (2005) et pour le CNRM-CM3, voir le site internet du Centre National de Recherches Météorologiques dans « global climate model ».

**Les SRES A2 et A1B sont considérés relativement pessimistes (Gagnon *et al.*, 2013). Cependant, la trajectoire d'émission de CO₂ associée aux émissions récentes se rapprocherait plus du pire SRES (A1F1) (Raupach *et al.*, 2007).

Source : Gagnon *et al.*, 2013; Ouranos, 2011.

Ces simulations ont permis d'identifier certaines régions américaines comme étant analogues à la situation climatique future du Québec (annexes A.4.1 à A.4.7). Précisément, Gagnon *et al.* (2013), ont comparé les climats des états américains et provinces québécoises à l'aide de la distance (D_{ks}) calculée en effectuant le test statistique de Kolmogorov-Smirnov, qui leur a indiqué quels climats étaient similaires (valeur nulle) pour chaque paire de distributions climatiques. Chaque modèle (MRC | Pilote #membre) fournissant l'une des paires de distributions climatiques. Puis, ils ont transformé cette valeur en p -value et si cette valeur dépassait le seuil de 5%, le scénario climatique était considéré comme potentiel. Ainsi, pour chaque analogue spatial, un score de 0 à 9 a été attribué en fonction du nombre de simulations climatiques ayant une p -value plus élevée que 5%; la note la plus élevée étant accordée au meilleur analogue. De cette manière, ils ont pu identifier et sélectionner les meilleurs analogues spatiaux en fonction du score obtenu.

De plus, Gagnon *et al.* (2013) ont déterminé les meilleures régions analogues sur la base de la superficie cultivée de leurs espèces cibles (maïs sucré, blé, pomme de terre). Dans cette analyse, les zones seront sélectionnées sur la base de la production de soja dans les six régions retenues au Québec et dans les analogues spatiaux potentiels. Toutefois, comme

les superficies cultivées aux É.-U. sont beaucoup plus importantes que celles du Québec (tableau 3.3), les choix seront effectués selon l'importance relative (rang) de la culture.

Tableau 3.3 Culture du soja dans les analogues américains et au Québec en 2012.

Rang	Pays, états et régions ¹	Superficie plantée (ha)	Superficie récoltée (ha)	Production (t)	Rendement (t/ha)	Présence NKS ²
États-Unis						
NC ³	Connecticut					N
2	Illinois	3662405	3609796	10438796	2.9	O
6	Indiana	2084131	2080084	6085125	2.9	O
1	Iowa	3783811	3763577	11263155	3.0	O
NC	Maine					N
NC	Massachusetts					N
NC	New Hampshire					N
24	New York	127476	126262	390598	3.1	N
7	Ohio	1861554	1853460	5609125	3.0	O
20	Pennsylvanie	214483	210437	679300	3.2	O
NC	Vermont					N
31	Virginie Occidentale	8498	8094	26671	3.3	N
14	Wisconsin	692013	687966	1920057	2.8	O
Total É.-U.		30788484	30798196	82054829	2.7	-
Québec						
NC	Bas-Saint-Laurent					N
2	Centre-du-Québec	46800	46700	134800	2.9	N
3	Capitale-Nationale	25900	25900	72900	2.8	N
4	Lanaudière	21400	21400	69200	3.2	N
1	Montréal	138100	137800	430400	3.1	O
NC	Saguenay-Lac-Saint-Jean					N
Total Québec		280000	279500	825000	2.95	-

¹ La région de la Capitale-Nationale inclut les données de la Mauricie et Lanaudière celles de Montréal et de Laval.

² O = présent dans au moins un comté; N = Absent ou non détecté.

³ NC = non cultivé en 2012.

Sources: ISQ, 2013a; NAPIS, 2013; United State Department of Agriculture – National Agricultural Statistics Service (USDA-NASS), 2013.

Ainsi, en 2012, la Montérégie était la région la plus importante en termes de quantité produite et de superficies cultivées suivie par le Centre-du-Québec, la Capitale-Nationale et Lanaudière. Le Bas-Saint-Laurent et le Saguenay-Lac-Saint-Jean ne se prêtaient pas à la culture du soja en 2012 (ISQ, 2013a). Cependant, on s'attend à ce que la hausse des températures provoquée par les CC y permette la production dans le futur (Bélanger et Bootsma, 2005). Parmi les analogues potentiels américains, sur les 31 états producteurs, c'est en Iowa qu'il se produit le plus de soja suivi par l'Illinois (tableau 3.3). En outre, cinq analogues potentiels ne produisaient pas de soja (tableau 3.3). Ainsi, le choix des analogues spatiaux se fera en fonction du nombre de simulations climatiques (annexes A.4.2 à A.4.7)

identifiant la zone comme analogue potentiel, de l'importance relative de la production en 2012 et de la présence/absence du NKS.

Bas-Saint-Laurent (Pennsylvanie et Wisconsin)

Le climat retrouvé dans les états américains du Maine, du New Hampshire, de New York, de la Pennsylvanie, du Vermont et du Wisconsin et celui actuellement retrouvé dans les régions québécoises du Centre-du-Québec et de la Mauricie (annexe A.4.2) sera similaire à celui de la période 2041-2070 dans le Bas-Saint-Laurent (annexe A.4.1). Toutefois, comme le soja n'est pas cultivé dans le Maine, au New Hampshire et au Vermont et que le NKS y est absent, ces états ont été exclus. En outre, New York, le Centre-du-Québec et la Mauricie produisent du soja, mais la présence du NKS n'y a toujours pas été détectée. La Pennsylvanie et le Wisconsin ont été retenus comme analogues climatiques de l'horizon 2050 puisqu'ils sont des producteurs de taille moyenne (respectivement au 20^{ième} et 14^{ième} rang sur 31) et qu'on y retrouve la présence du NKS (USDA-NASS, 2013).

Capitale-Nationale (Iowa)

Le climat futur de la région de la Capitale-Nationale (annexe A.4.1) devrait ressembler à celui retrouvé actuellement dans l'Iowa, en Virginie-Occidentale, en Pennsylvanie, au Massachusetts, au Connecticut et à New York (annexe A.4.3). D'emblée, les états du Massachusetts et du Connecticut sont éliminés puisqu'ils ne produisent pas de soja (tableau 3.2) tout comme New York, la Virginie-Occidentale et la Pennsylvanie puisque cette EEE y est soit absente ou présente dans un seul comté (NAPIS, 2013). Ainsi, l'Iowa a été retenu, car il est le plus grand producteur de soja des É.-U. et que le NKS y est présent.

Centre-du-Québec (Illinois)

Les états du Wisconsin, de la Virginie-Occidentale, du Connecticut, de l'Illinois, de l'Ohio et de la Pennsylvanie (annexe A.4.4) ont actuellement un climat similaire à celui qui sera rencontré à l'horizon 2050 (annexe A.4.1) dans le Centre-du-Québec. Parmi ces états, l'Illinois est retenu, car il a la production la plus importante et présence du NKS.

Lanaudière (Iowa, Ohio et Wisconsin)

Les états du Connecticut, de l'Iowa, du Massachusetts, de New York, de l'Ohio, de la Pennsylvanie et du Wisconsin (annexe A.4.5) sont les analogues climatiques potentiels de

Lanaudière. Pour les mêmes raisons que celles nommées précédemment, les états du Connecticut, du Massachusetts et de New York sont écartés. La Pennsylvanie est exclue, car la présence du NKS y est négligeable (tableau 3.2) et sa production est trop faible comparée aux trois autres états : 679 kt comparés à 1,9 Mt (Wisconsin), 5,6 Mt (Ohio) et à 11,3 Mt (Iowa). Conséquemment, ces trois derniers états ont été retenus comme analogues de la région de Lanaudière.

Montérégie (Iowa et Illinois)

Le climat de la région de la Montérégie durant la période 2041-2070 (annexe A.4.1), devrait être similaire à celui de l'Iowa, l'Illinois, l'Indiana, l'Ohio et la Pennsylvanie (annexe A.4.6). Parmi ces états, c'est en Iowa et en Illinois que la production et la présence du NKS sont les plus importantes. C'est pourquoi ils ont été retenus comme analogues de cette région.

Saguenay-Lac-Saint-Jean (Pennsylvanie et Wisconsin)

Les états du Wisconsin, de la Pennsylvanie, de New York, du New Hampshire et du Maine aux États-Unis ainsi que Lanaudière et la Montérégie auraient un climat similaire à celui du futur proche au Saguenay (annexe A.4.7). Comme le NKS a été que très récemment détecté en Montérégie et qu'il est absent dans Lanaudière, ces régions ont été exclues. Parmi les états américains, la Pennsylvanie et le Wisconsin ont été retenus pour les mêmes raisons que celles validant le choix des analogues représentant le Bas-Saint-Laurent.

En somme, cinq états américains (Illinois, Iowa, Ohio, Pennsylvanie et Wisconsin) serviront autant à l'analyse des options de gestion et de contrôle du NKS visant à établir des parallèles avec les défis que posera la présence du NKS au Québec à la faveur des CC. Cette analyse permettra d'identifier les éléments déjà en place dans le système agricole québécois qui pourraient faciliter les opérations de contrôle du NKS et les défis à relever afin d'améliorer la gestion future de cet EEE.

3.3 Modélisations de la phénologie du soja et du cycle de vie du NKS et analyse des impacts potentiels des changements climatiques

Dans cette section, les modèles bioclimatiques simulant la phénologie du soja et sur le cycle de vie du NKS seront décrits. Puis, les principaux résultats obtenus en intégrant les

températures du passé récent (1970-1999) et celles prédites pour la période du futur proche (2041-2070) dans les différents modèles seront présentés et commentés.

3.3.1 Modélisation des impacts des changements climatiques sur la phénologie du soja cultivé au Québec

Le modèle phénologique utilisé pour extraire les dates d'apparition des différents stades de croissance du soja repose essentiellement sur 30 jeux de données météorologiques et est constitué de fonctions de températures $f(T)$ et de photopériode $f(P)$ (annexe 5). Chaque fonction est utilisée selon la phase phénologique dans laquelle se trouve le plant et selon le MG du cultivar (annexe 5). Pour utiliser le modèle, il est nécessaire de posséder les données horaires des températures minimales et maximales, la photopériode et les dates de semis. Afin d'utiliser le modèle, les données climatiques du passé récent et celles du futur reposant sur les scénarios climatiques (tableau 3.2) ont été fournies par le consortium Ouranos. La photopériode a été déterminée en fonction des latitudes et des époques de l'année et est appliquée à partir du début de la phase reproductive (BBCH 51 à 89, annexe A.5). Les dates de semis de soja ont été déterminées en trouvant les dates des derniers gels printaniers (il y a gel si la $T^{\circ} > 0^{\circ}\text{C}$) survenant entre le 1^{er} janvier le 31 juillet (Beaudry, comm. pers.). Puis, pour chaque année, à partir de la médiane du dernier gel printanier, on cherche la température moyenne mobile sur 5 jours qui serait plus grande ou égale à $12,8^{\circ}\text{C}$, et le 5^{ième} jour sera la date du semis (Beaudry, comm. pers.). Ainsi, le modèle est facilement employable avec les données prédites par le MRCC 4.2.3 (tableau 3.2) pour les périodes 1970-1999 (passé récent) et 2041-2070 (futur proche).

Au départ, les cultivars des MG 0 à II qui ont une faible réponse à la photopériode et qui sont couramment utilisés au Québec devaient être évalués afin de connaître l'extension géographique de ceux-ci au passé récent et au futur proche. Cependant, des anomalies liées à la photopériode ont été décelées dans certains modules du programme et ils devront être réajustés afin de simuler correctement la phénologie des cultivars issus des MG 0 et II (Bourgeois, comm. pers.). Ainsi, seuls les cultivars issus du MG I ont pu être modélisés.

Les dates d'atteinte des stades identifiés comme étant plus vulnérables au NKS (semis, BBCH 10 (VE-VC) et 51 (R1)) puisque la croissance des racines durant cette période

déterminera 30 à 50 % du rendement potentiel final (Koenning, 2000) ont été extraites du jeu de données. Celles-ci serviront à évaluer le nombre d'éclosions de J2 et le maintien du synchronisme entre la situation passée et future. Les dates d'atteinte des stades BBCH 65 (R2) et 89 (R8) ont également été extraites afin d'observer l'évolution du synchronisme et la possibilité qu'il y ait poursuite du développement du NKS après l'atteinte de la maturité.

Afin de normaliser les données présentées dans cette section, les méthodes statistiques utilisées par Gagnon *et al.* (2013) ont été réutilisées. En effet, puisque tous les scénarios utilisés pour simuler le climat du futur proche ne s'équivalaient pas, un poids leur a été attribué afin de calculer une moyenne pondérée. Précisément, le MRCC 4.2.3 a été choisi, car il permettait d'obtenir un portrait détaillé des climats d'un point de vue régional (par opposition à un modèle global plus général comme le Modèle couplé climatique global (MCCG) canadien), et ce, le long d'un gradient nord-sud (tableau 3.2). Toutefois, pour effectuer les simulations, le MRCC 4.2.3 a été piloté par trois modèles globaux différents : cinq simulations ont été effectuées avec le modèle canadien du climat global (CGCM3.1), trois simulations à l'aide du modèle global couplé de l'Institut Max-Planck (ECHAM5) et une simulation a été effectuée avec le modèle couplé du Centre national de recherches météorologiques (CNRM-CM3.3) (tableau 3.2). Pour les huit simulations du MRCC 4.2.3 pilotées avec les modèles globaux CGCM3.1 et ECHAM5, le scénario d'émission du 4^{ième} rapport du GIEC utilisé était le SRES A2 et pour la simulation pilotée par le CNRM-CM3.3, le SRES était A1B (tableau 3.2). Ainsi, même si ces simulations sont similaires, elles ne produisent pas les mêmes réponses climatiques. Par conséquent, le calcul de la moyenne des scénarios 1 à 9 pour les années 2041-2070 a été pondéré. Un poids de 0,07 a été appliqué aux S1 à S5 (CGCM3 # 1 à 5 et A2), un poids de 0,33 pour le S6 (CNRM-CM3.3 et A1B) et un poids de 0,11 pour les S7 à S9 (ECHAM5 # 1 à 3 et A2), et ce, conformément à ce qui a été fait dans Gagnon *et al.* (2013). Puis, les quartiles 1 (25 % ou 0,25) et 3 (75% ou 0,75) ont été calculés à partir des moyennes pondérées obtenues pour chacun des scénarios du futur. Ces quartiles ont permis d'observer l'écart de probabilité que les événements se produisent entre les dates estimées. La figure 3.6 résume les résultats obtenus du modèle de la phénologie du soja pour la période de référence (1971-1999) et pour l'horizon 2050.

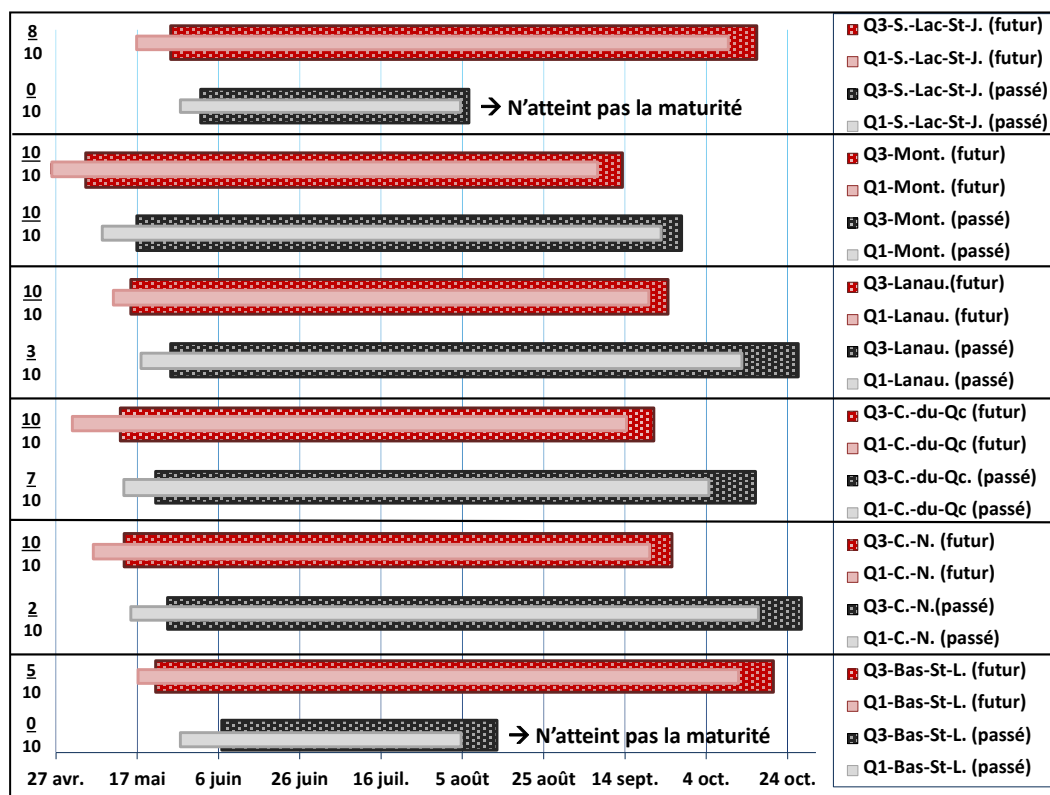


Figure 3.6 Résultats de la modélisation de l'impact des CC sur la phénologie* du soja durant la période de référence (1971-1999) et au futur proche (2041-2070) séparés par région administrative du Québec.

* L'extrémité gauche des boîtes représente la date de semis et l'extrémité droite la date d'atteinte du stade BBCH89. Les petites boîtes pâles (grise pour la période passée et rouge pour la période du futur) insérées dans les foncées représentent l'étendue des valeurs calculées pour le quartile 1 (25%). Les plus grosses boîtes foncées (grise pour la période passée et rouge pour la période future) représentent l'étendue des valeurs obtenues lors du calcul du quartile 3 (75%). Les fractions représentent le nombre d'années sur dix où la maturité (BBCH89) est atteinte.

Un des éléments à prendre en compte lorsque l'on désire cultiver du soja dans une région donnée est le nombre d'années sur dix où cette culture atteint la pleine maturité avant l'arrivée des premiers gels automnaux (figure 3.6) (Bourgeois, comm. pers.). À titre informatif, pour la période 1979-2008, les premiers gels automnaux ont eu lieu, en général, entre le 20 septembre et le 12 octobre dans les régions où le soja est actuellement cultivé (Atlas Agroclimatique du Québec, 2012).

À cet effet, les résultats de la modélisation (figure 3.6), confirment qu'à l'heure actuelle, la maturité des cultivars issus du MGI n'est jamais atteinte dans les régions du Bas-St-Laurent et du Saguenay, quelle est rarement atteinte (2-3 années/10) dans la Capitale-Nationale et à

Lanaudière et souvent atteinte dans le Centre-du-Québec (7 années sur 10). Seule la Montérégie peut cultiver des variétés issues de ce MG actuellement. Cependant, les simulations climatiques montrent que certaines régions pourraient prochainement s'ouvrir à ce groupe de maturité. En effet, il semblerait que la maturité sera atteinte dix années sur dix dans les régions de la Capitale-Nationale, du Centre-du-Québec et de Lanaudière. De plus, la région du Saguenay pourrait elle aussi semer des cultivars issus du MGI dans le futur puisqu'il y atteindra la maturité huit années sur dix. Toutefois, il faudra probablement produire des cultivars encore plus insensibles à la photopériode (Bourgeois, comm.pers.) Seule, la région du Bas-Saint-Laurent ne pourra pas cultiver du soja de MGI, toutefois, la région pourrait s'ouvrir à d'autres MG tel que le 0 et le 00. À ce propos, en 2013, on a semé 2 200 ha de soja dans cette région afin d'évaluer les possibilités (ISQ, 2013b).

Selon le modèle, toutes les régions bénéficieront des CC qui favoriseront à la fois le raccourcissement de la durée des stades phénologiques et l'allongement de la saison de croissance : éléments favorables à la production de soja. D'ailleurs le tableau 3.5 présente en résumé l'impact des CC sur la durée des différents stades phénologiques, de celle couvrant l'ensemble du développement du soja (du semis jusqu'à la maturité) et de celle englobant les stades sensibles aux infections et qui déterminent le rendement potentiel final du plant (du semis à environ la fin du stade BBCH 51).

Tableau 3.4 Synthèse des résultats de la modélisation de la phénologie du soja.

Régions	Dates d'atteinte des stades BBCH* au passé récent		Dates d'atteinte des stades BBCH au Futur proche		Temps requis pour atteindre la maturité (passé vs futur)	Durée de la période de vulnérabilité (passé vs futur)
	Quartile 1	Quartile 3	Quartile 1	Quartile 3		
Bas-Saint-Laurent	S= 29-mai 10=18-juin 51=15-juil 65=04-août 89=NA	S=9 juin 10=25-juin 51=24-juil. 65=12-août 89=NA	S=19-mai 10=06-juin 51=02-juil 65=22-juil 89=10-oct	S=25-mai 10=12-juin 51=08-juil 65=28-juil 89=19-oct	NA**	Réduite de 1 (Q3) à 3 jours (Q1).
Capitale-Nationale	S=17-mai 10=04-juin 51=01-juil 65=22-juil 89=14-oct	S=27-mai 10=15-juin 51=11-juil 65=30-juil 89=25-oct	S=08-mai 10=27-mai 51=20-juin 65=11-juil 89=19-sept	S=15-mai 10=01-juin 51=26-juin 65=16-juil 89=24-sept	Entre 16 (Q1) et 19 (Q3) jours de moins.	Réduite de 2 (Q1) à 3 jours (Q3)
Centre-du-Québec	S=15-mai 10=01-juin 51=29-juin 65=19-juil 89=02-oct	S=23-mai 10=10-juin 51=04-juil 65=23-juil 89=14-oct	S=03-mai 10=21-mai 51=15-juin 65=05-juil 89=12-sept	S=14-mai 10=30-mai 51=23-juin 65=12-juil 89=19-sept	Entre 0 (Q1) et 4 (Q3) jours de moins.	Réduite de 2 jours (Q1 et Q3).
Lanaudière	S=20-mai 10=06-juin 51=03-juil 65=22-juil 89=11-oct	S=27-mai 10=12-juin 51=09-juil 65=29-juil 89=25-oct	S=13-mai 10=28-mai 51=21-juin 65=11-juil 89=18-sept	S=16-mai 10=02-juin 51=25-juin 65=15-juil 89=23-sept	Entre 16 (Q1) et 21 (Q3) jours de moins.	Réduite de 3 (Q3) à 5 jours (Q1).
Montérégie	S=10-mai 10=27-mai 51=23-juin 65=12-juil 89=21-sept	S=18-mai 10=05-juin 51=29-juin 65=18-juil 89=26-sept	S=27-avr 10=16-mai 51=09-juin 65=29-juin 89=06-sept	S=06-mai 10=24-mai 51=16-juin 65=05-juil 89=11-sept	Entre 2 (Q1) et 3 (Q3) jours de moins.	Réduite de 1 jour (Q1 et Q3).
Saguenay-Lac-Saint-Jean	S=29-mai 10=17-juin 51=13-juil 65=02-août 89=NA	S=03-juin 10=19-juin 51=16-juil 65=05-août 89=NA	S=19-mai 10=05-juin 51=29-juin 65=20-juil 89=07-oct	S=26-mai 10=11-juin 51=05-juil 65=25-juil 89=15-oct	NA	Réduite de 3 (Q3) à 4 (Q1) jours.

* Description des stades : S=semis, 10=début de la phase foliaire, 51=début de la phase reproductive, 65=début de la floraison, 89=maturation complétée.

** Non applicable.

À la lecture du tableau 3.4, il est possible de constater que la date du semis pourra être devancée de 7 à 13 j (Q1) et de 8 à 12 j (Q3) dans le futur, et ce, pour toutes les régions. Cela permettra, à moyenne échéance, de cultiver des variétés hâtives, voire de semer des cultivars tardifs, mais plus tôt en saison et augmenter le rendement (Ontario Ministry of Agriculture and Food (OMAFRA), 2011a). Cependant, la présence de du NKS compliquera le choix du cultivar. En effet, il est reconnu que l'usage d'un cultivar tardif favorisera, en général, la production d'une génération supplémentaire, alors qu'à l'inverse utiliser un cultivar hâtif favorisera un plus grand nombre d'infections des racines puisque le taux d'éclosion est très élevé durant la période s'étalant de mai à juin (Koenning, 2000). La

solution pour les producteurs aux prises avec le NKS sera peut-être de planter un cultivar hâtif plus tard en saison (entre la mi-juin et la fin de juin), ce qui sera rendu possible dans certaines régions du Québec dans le futur en raison de l'allongement de la saison de croissance (Bélanger et Bootsma, 2005).

De plus, la durée de la période de vulnérabilité du soja (du semis au stade BBCH 51) et celle des stades phénologiques devraient raccourcir dans le futur ce qui pourrait être un avantage pour le soja. Cependant, si le cycle de vie du NKS venait également à être réduit et que le synchronisme entre les deux perdurait, le soja perdrait certainement cet avantage. En outre, comme les exsudats racinaires contiennent beaucoup plus de substances bioactives durant cette période, il pourrait y avoir un plus grand nombre d'éclosions de NKS simultanément avec le semis. Une infection plus hâtive et massive durant ces stades affaiblira davantage le plant puisque les nutriments et l'eau seront détournés des parties souterraines et aériennes se traduisant par un développement limité.

Finalement, on remarque que ce sont les régions les plus septentrionales qui seront les plus favorisées par le raccourcissement de la durée des stades. Par conséquent, on pourrait voir très prochainement l'aire de production de soja s'agrandir et s'étaler vers les régions du nord. Une des conséquences probables de cette expansion est liée à la probabilité que le NKS suive le déplacement du soja et qu'il survive aussi dans ces nouveaux environnements. De plus, comme le nombre de cultivars résistants au NKS est limité, les moyens de contrôle pourraient également l'être. D'où l'importance de modéliser le cycle de vie du NKS qui est susceptible de réduire la production de soja afin d'élaborer des stratégies de contrôle rapidement et limiter sa propagation et les dommages faits aux plants.

3.3.2 Modélisation des impacts des changements climatiques sur le cycle de vie d'*Heterodera glycines* au Québec

Tel que vu dans la section 3.2, le modèle bioclimatique reposera sur la réponse du NKS aux températures de l'air, puisque le modèle estimant celles du sol n'est pas au point. Par conséquent, les valeurs des températures du passé récent (période 1970-1999) et celles du futur proche (période 2041-2070) seront intégrées au modèle afin de visualiser l'impact de la hausse de la température sur le cycle de vie du NKS au Québec. Comme les neuf scénarios

climatiques du futur proche ont été réutilisés pour simuler les températures et les précipitations, la méthode de pondération développée par Gagnon et al., 2013 a été réutilisée afin de représenter les données. Encore une fois, les quartiles 1 et 3 servent à illustrer la fourchette de possibilités quant aux dates d'atteinte des stades. Conséquemment, le modèle fournira les dates, la durée des stades et le nombre de générations depuis le début du développement du NKS dans l'œuf jusqu'à l'éclosion (J2), puis, depuis l'infection des racines (J2) jusqu'à la production d'œufs (reproduction des mâles adultes avec les femelles adultes). Grâce à ces données, il sera possible d'évaluer le degré de synchronisme entre le parasite et son hôte durant les stades phénologiques vulnérables du soja (BBCH 09 (VE) à \approx BBCH 50 (R1) ou \approx 35 j après le semis) afin d'évaluer qualitativement les impacts. Or, le nombre de générations par saison de croissance du soja et par région administrative fournira des informations quant à la densité des populations et des inoculums potentiels à gérer pour les années subséquentes. Le tableau suivant présente la synthèse des résultats de la modélisation obtenus pour les six régions (tableau 3.6).

Tableau 3.5 Synthèse des résultats de la modélisation du cycle de vie du NKS.

Région administrative	Date d'émergence du stade infectieux (J2) au passé		Date d'émergence du stade infectieux (J2) du futur		Probabilité d'une génération supplémentaire
	Quartile 1	Quartile 3	Quartile 1	Quartile 3	
Bas-Saint-Laurent	G1*=29 mai G2=26 juil. G3=27 août	G1=9 juin G2= 9 août G3=29 sept.	G1=19 mai G2=9 juil. G3=7 août G4=15 sept.	G1=25 mai G2=16 juil. G3=12 août G4=17 sept.	31 % de chance d'une 4^{ième} génération partielle (jusqu'à J2).
Capitale-Nationale	G1=17 mai G2=10 juil. G3=11 août	G1=27 mai G2=18 juil. G3=24 août	G1=8 mai G2=27 juin G3=25 juil. G4=25 août G5= 22 sept.	G1=15 mai G2=2 juil. G3=31 juil. G4=1 sept. G5=26 sept.	99 % de chance d'avoir une 4^{ième} génération complète et 28 % de voir une 5^{ième} partielle (jusqu'à J2).
Centre-du-Québec	G1=15 mai G2=5 juil. G3=6 août G4=19 sept.	G1=23 mai G2=12 juil. G3=17 août G4=4 oct.	G1=3 mai G2=6 juin G3=5 juil. G4=1 ^{er} août G5=29 août	G1=14 mai G2=18 juin G3=14 juil. G4=7 août G5=8 sept.	75 % de chance d'avoir une 5^{ième} génération complète et 4% et de voir une 6^{ième} partielle (production d'œufs).
Lanaudière	G1=20 mai G2=8 juil. G3=11 août	G1=27 mai G2=16 juil. G3=24 août	G1=13 mai G2=25 juin G3=24 juil. G4=23 août G5=20 sept.	G1=16 mai G2=1 ^{er} juil. G3=29 juil. G4=31 août G5=27 sept.	85 % de chance d'avoir une 4^{ième} génération complète et 37 % de voir une 5^{ième} partielle (jusqu'à J2).
Montérégie	G1=10 mai G2=29 juin G3=29 juil. G4=29 août	G1=18 mai G2=5 juil. G3=6 août G4=13 sept.	G1=27 avr. G2=16 juin G3=13 juil. G4=8 août G5=7 sept. G6=29 sept.	G1=6 mai G2=22 juin G3=19 juil. G4=14 août G5=20 sept. G6=8 oct.	75 % de chance d'avoir une 5^{ième} génération complète et 20 % de voir une 6^{ième} partielle (jusqu'à J2).
Saguenay-Lac-Saint-Jean	G1=29 mai G2=19 juin G3=22 août	G1=3 juin G2=29 juil. G3=14 sept.	G1=19 mai G2=5 juil. G3=5 août G4=9 sept.	G1=26 mai G2=11 juil. G3=12 août G4=12 sept.	64 % de chance d'avoir une 4^{ième} génération partielle (jusqu'à J2).

* Chaque «G» signifie génération et le chiffre qui le suit le nombre de générations.

D'emblée, le tableau 3.4 montre que dans chacune des régions du Québec ciblées par l'étude, les températures permettent déjà le développement du NKS. En effet, à l'heure actuelle, on peut voir apparaître de trois à quatre générations selon la latitude de la région étudiée. Ainsi, toutes les régions où l'on produit actuellement du soja sont propices à l'introduction et à l'établissement du NKS, donc à son chevauchement avec le soja.

Également, il semble que la hausse des températures imputable aux CC permettrait le développement d'une ou deux générations supplémentaires partielles ou complètes dans toutes les régions ciblées. D'ailleurs, la Montérégie qui, en plus d'être la région où le risque de propagation du NKS est le plus élevé, est celle qui permet déjà le développement du plus

grand nombre de générations. De plus, dans le futur, cette région pourrait voir apparaître une sixième génération incomplète; le NKS pourra y atteindre le stade infectieux (J2).

En outre, des régions comme le Bas-Saint-Laurent et le Saguenay-Lac-Saint-Jean où le soja n'est actuellement pas cultivé, mais qui pourraient s'ouvrir à cette culture dans le futur, voient également les probabilités d'établissement du NKS augmenter. Par conséquent, l'étalement de la culture du soja vers ces régions pourrait favoriser ou faciliter l'introduction et l'établissement du NKS.

Finalement, les probabilités d'avoir une génération supplémentaire durant chaque saison de croissance varient d'un endroit à l'autre. Cependant, un des points critiques est associé au moment d'apparition de ces générations puisqu'il pourrait avoir un impact marqué sur les rendements finaux et sur les densités finales des populations. En effet, comme mentionné précédemment, il existe des stades phénologiques plus sensibles à l'infection du NKS, car ils sont critiques dans le développement des phases suivantes (floraison et le remplissage des gousses). De plus, l'inoculum de départ est directement lié à la densité finale du NKS. C'est pourquoi la section suivante s'attardera au pathosystème soja-NKS dans son ensemble afin d'évaluer les possibilités de synchronisme et les impacts en découlant.

3.3.3 Impacts potentiels des CC sur le pathosystème soja-NKS au Québec : possibilité de synchronismes entre l'endoparasite et son hôte

Cette section vise à discuter des résultats obtenus à l'aide des simulations bioclimatiques de la phénologie du soja et du cycle de vie du NKS en fonction des données climatiques du passé récent (1970-1999) et du futur proche (2041-2070). Il y sera discuté des répercussions des CC sur le synchronisme lié à l'éclosion des J2 (stade infectieux) durant la période sensible du soja (semis, BBCH 09 (VE) et BBCH 50 (R1)) pour chacune des régions.

Bas-Saint-Laurent

La figure 3.7 présente la synthèse des résultats obtenus à l'aide des deux modèles bioclimatiques simulant la croissance du soja et le cycle de vie du NKS.

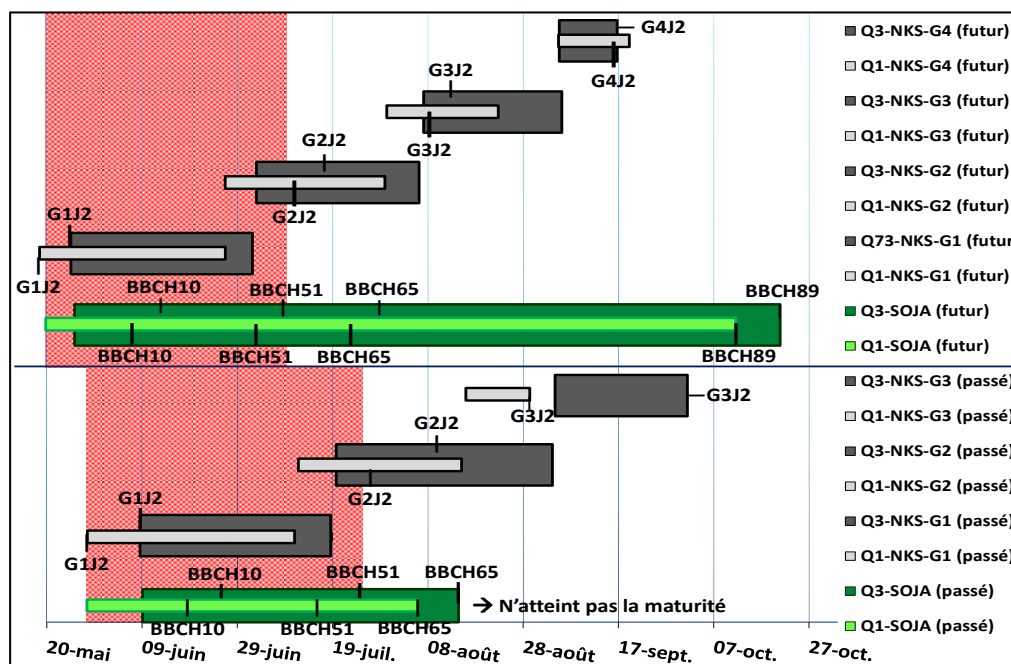


Figure 3.7 Représentation de la phénologie du soja et du cycle de vie NKS au passé récent et au futur proche dans la région du Bas-Saint-Laurent*.

* Chaque génération de NKS est représentée en fonction du nombre de jours nécessaire pour compléter son cycle de vie, mais seul le stade infectieux (J2) est indiqué. Les résultats liés au Q1 sont indiqués au bas de la barre et ceux liés au Q3, en haut ou sur le côté droit. La zone en rouge représente la période de vulnérabilité du soja.

Durant la période de référence, la maturité du MGI ne sera pas atteinte. Par conséquent, il aurait fallu effectuer la simulation avec un MG plus petit (0 ou 00). Cependant, cela n'était pas possible, car des difficultés de programmation ont limité les modalités de simulation. En revanche, durant la période du futur, la maturité de ce MG sera atteinte cinq années sur dix (figure 3.6), ce qui permet d'entrevoir les possibilités d'interactions entre le soja et le NKS dans un contexte de CC. L'analyse de la figure 3.7 révèle qu'il n'y aura qu'une seule éclosion de J2 durant la période sensible à l'infection des racines, et ce, autant durant la période de référence que celle du futur. Toutefois, si l'on se fie aux valeurs du quartile 1, l'éclosion de la seconde génération de J2 est très rapprochée de la fin de BBCH 51 et est susceptible d'affecter les rendements potentiels de la culture.

En outre, dans le futur, la dernière génération partielle (G4) mènera à une quatrième éclosion et infection des racines en fin de saison, ce qui pourrait accentuer les dommages. En comparaison, l'arrivée de cette dernière génération partielle durant la période de référence n'aura aucun impact puisque le soja n'atteindra jamais la maturité.

La figure 3.8 présente la synthèse des résultats obtenus de la modélisation.

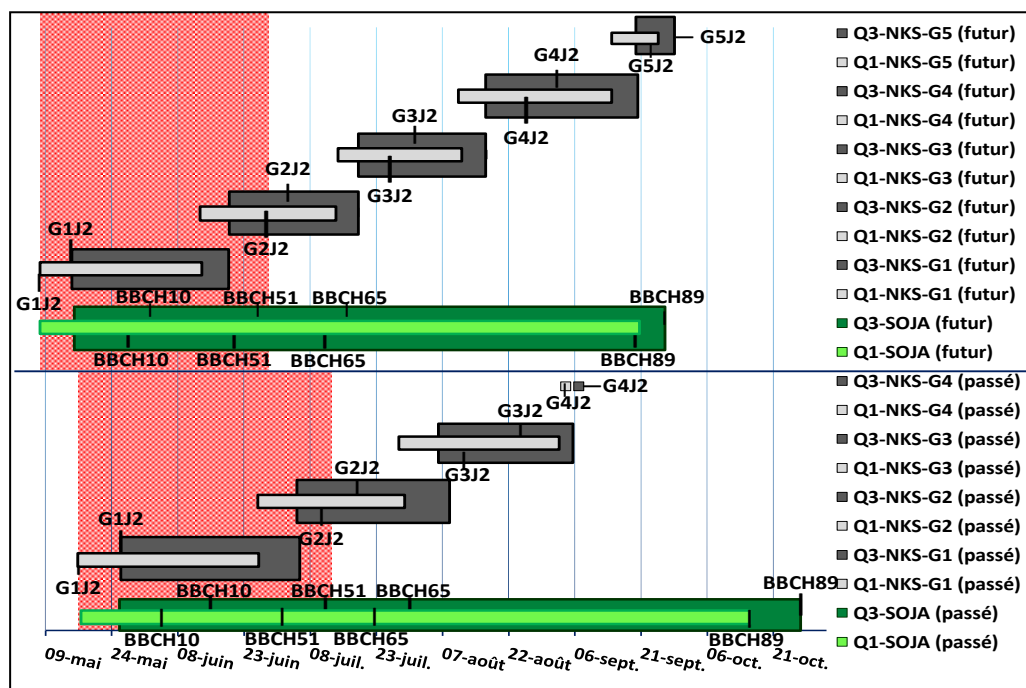


Figure 3.8 Représentation de la phénologie du soja et du cycle de vie du NKS au passé récent et au futur proche dans la région de la Capitale-Nationale.

* Chaque génération de NKS est représentée en fonction du nombre de jours nécessaire pour compléter son cycle de vie, mais seul le stade infectieux (J2) est indiqué. Les résultats liés au Q1 sont indiqués au bas de la barre et ceux liés au Q3, en haut ou sur le côté droit. La zone en rouge représente la période de vulnérabilité du soja.

Durant le passé récent, il était possible, certaines années, qu'une seconde éclosion de J2 ait lieu durant la période de forte vulnérabilité (rouge) et qu'elle cause une réinfection des racines alors qu'à l'horizon 2050, les probabilités diminuent. En effet, il semble que le raccourcissement de la durée des stades phénologiques du soja durant cette période soit plus rapide que celle du NKS et que cela avantagera l'hôte à moyen terme. En outre, bien que moindres, les éclosions qui se produiront durant les phases reproductives du soja débutant à l'atteinte de BBCH 51 sont susceptibles d'accentuer les dommages.

Autant durant la période de référence qu'à l'horizon 2050, il y aura production d'une génération partielle supplémentaire (G4 et G5) menant à l'éclosion de J2. Cependant, celle produite durant la période passée (G4) pourrait avoir un impact plus marqué sur le

rendement final puisqu'elle aura lieu durant la phase reproductive contrairement à celle du futur qui ne pourra pas créer un syncytium puisque le soja aura atteint la maturité.

Centre-du-Québec

La figure 3.9 présente la synthèse des résultats des deux modèles simulant la croissance du soja et le cycle de vie du NKS au passé et dans le futur.

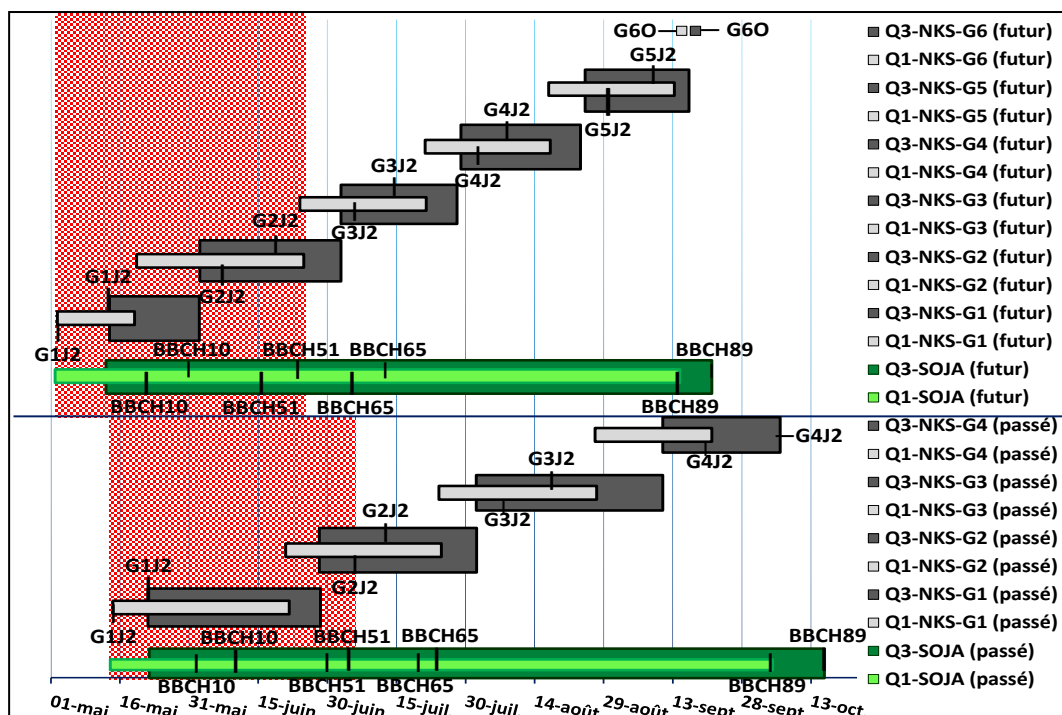


Figure 3.9 Représentation de la phénologie du soja et du cycle de vie du NKS au passé récent et au futur proche dans la région du Centre-du-Québec.

* Chaque génération de NKS est représentée en fonction du nombre de jours nécessaire pour compléter son cycle de vie, mais seul le stade infectieux (J2) est indiqué. Les résultats liés au Q1 sont indiqués au bas de la barre et ceux liés au Q3, en haut ou sur le côté droit. La zone en rouge représente la période de vulnérabilité du soja.

D'emblée, la figure 3.9 montre que durant la période de référence, les probabilités qu'une deuxième éclosion de J2 ait lieu durant la période de forte vulnérabilité du soja sont plutôt faibles. En revanche, à l'horizon 2050, il y aura nécessairement une seconde éclosion de J2, et ce entre le 6 et le 18 juin ou 34 à 46 jours après le semis (tableau 3.4). Par conséquent, durant la période 2041-2070, le raccourcissement des stades du cycle de vie du NKS sera probablement plus rapide que ceux associés à la phénologie du soja.

Au total, durant la période de référence, il y aura une génération supplémentaire partielle (G4) atteignant J2 qui pourrait affecter le rendement final. En comparaison, durant la période du futur proche, la sixième génération partielle (G6) mènera à la production de masses d'œufs condamnées par la chute des températures et par l'impossibilité de créer un syncytium et qui n'accentueront pas les pertes de rendements finaux. Toutefois, les kystes produits, eux, pourront entrer en dormance et renforcer l'inoculum de départ.

Lanaudière

La figure 3.10 illustre la synthèse des résultats obtenus des deux modélisations en simulant l'impact du climat sur le NKS et le soja durant la période du passé récent et du futur proche.

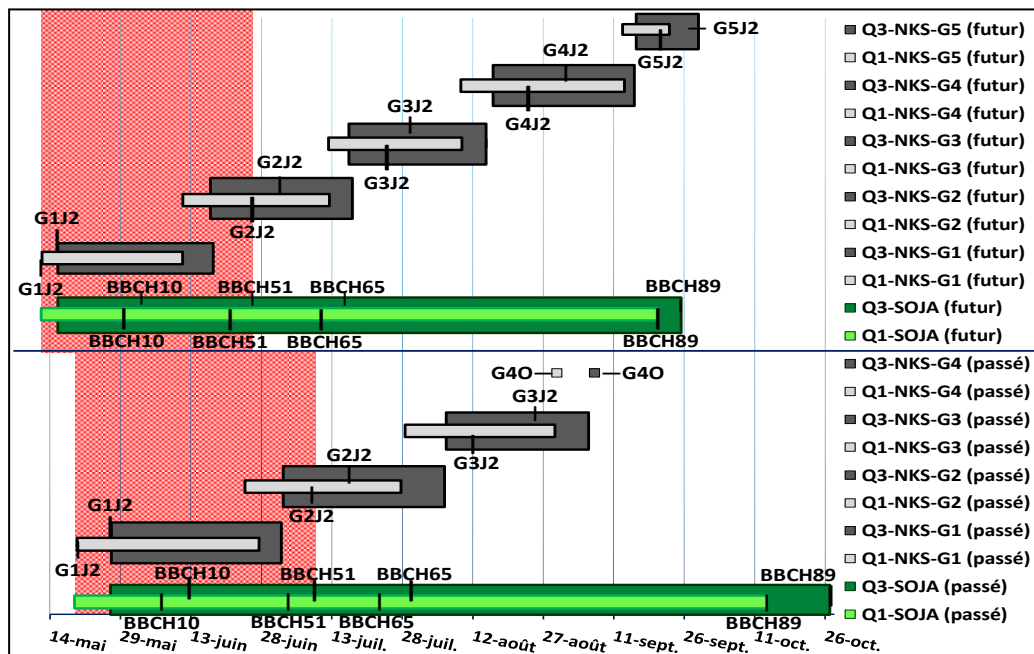


Figure 3.10 Représentation de la phénologie du soja et du cycle de vie du NKS au passé récent et au futur proche dans la région de Lanaudière.

* Chaque génération de NKS est représentée en fonction du nombre de jours nécessaire pour compléter son cycle de vie, mais seul le stade infectieux (J2) est indiqué. Les résultats liés au Q1 sont indiqués au bas de la barre et ceux liés au Q3, en haut ou sur le côté droit. La zone en rouge représente la période de vulnérabilité du soja.

Autant durant la période de référence que durant celle du futur proche, la probabilité qu'il y ait une seconde éclosion de J2 durant la période de forte vulnérabilité est assez faible. En effet, il semble que seules les dates inférieures au 25 juin qui délimitent le quartile 1 pourraient être, en de rares occasions, associées à l'éclosion de J2. Toutefois, le raccourcissement de la période de vulnérabilité du soja ne lui permet pas de se distancer

significativement la seconde éclosion de J2. En effet, il semble que les CC affecteront de façon similaire la durée des stades du cycle de vie du NKS, favorisant ainsi le maintien du synchronisme entre les deux espèces.

Durant la période de référence, la dernière génération (G4) favorisera la production de masses d'œufs condamnés par les températures trop fraîches (< 15°C) et de kystes pouvant entrer en dormance et renforcer l'inoculum de départ. En comparaison, durant la période du futur, la cinquième génération partielle n'atteindra que J2, qui sera condamnée à mourir due à l'impossibilité de créer un syncytium, car le soja aura déjà atteint la maturité.

Montérégie

La synthèse des résultats obtenus à l'aide des deux modèles bioclimatiques simulant la croissance du soja et le cycle de vie du NKS est présentée dans la figure 3.11.

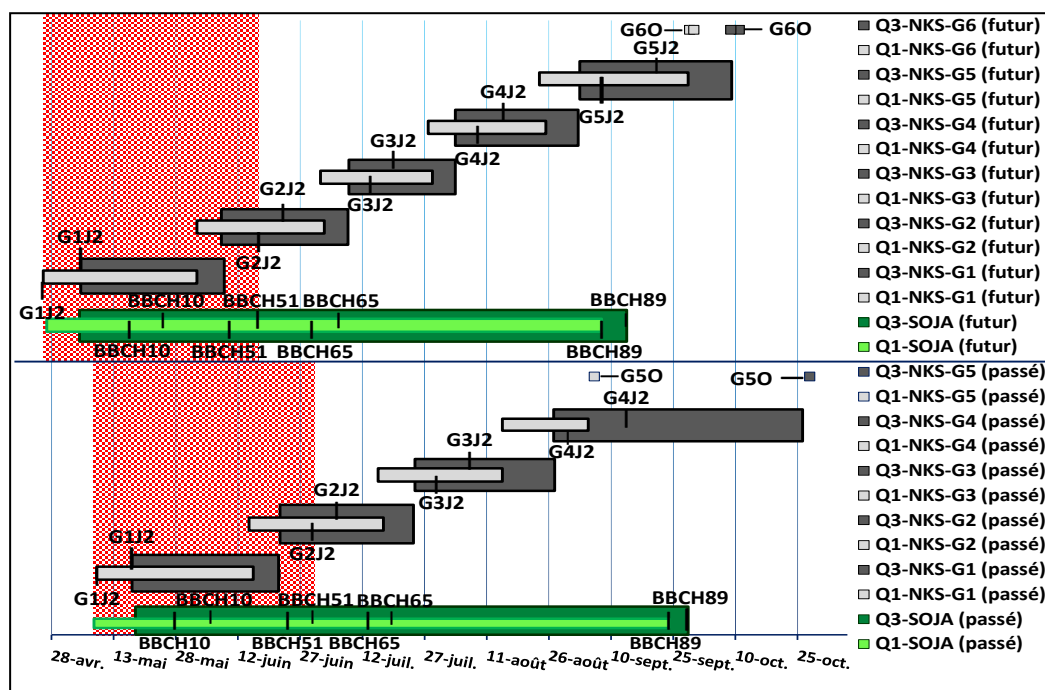


Figure 3.11 Représentation de la phénologie du soja et du cycle de vie du NKS au passé récent et au futur proche dans la région de la Montérégie.

* Chaque génération de NKS est représentée en fonction du nombre de jours nécessaire pour compléter son cycle de vie, mais seul le stade infectieux (J2) est indiqué. Les résultats liés au Q1 sont indiqués au bas de la barre et ceux liés au Q3, en haut ou sur le côté droit. La zone en rouge représente la période de vulnérabilité du soja.

D'emblée, la figure 3.11 révèle qu'en général autant durant la période de référence que celle du futur, il n'y aura pas de seconde infection des racines durant la période de forte

vulnérabilité de l'hôte. Cependant, durant les deux périodes, le nombre de générations de NKS durant la saison de croissance sera très important. D'ailleurs, la diminution du temps requis pour compléter un cycle de vie permettra la production d'une génération supplémentaire incomplète (jusqu'à la production d'œufs) autant au passé (G5) que dans le futur (G6). Or, cette dernière génération partielle (G6) pourrait n'aura pas d'impact notable sur la densité d'individus constituant l'inoculum de départ de la saison de croissance suivante puisqu'elle coïncidera avec l'arrivée de conditions climatiques qui tueront les larves de la matrice gélatineuse produite par les femelles. Cependant, la durabilité des syncytiums générés de façon très rapprochée à l'atteinte de la maturité pourrait limiter considérablement la production de masses d'œufs et de kystes et ne pas affecter l'inoculum certaines années puisqu'il n'y aura pas de production d'œufs et de kystes.

Saguenay-Lac-Saint-Jean

La figure 3.12 présente la synthèse des résultats obtenus à l'aide des deux modèles bioclimatiques simulant la croissance du soja et le cycle de vie du NKS.

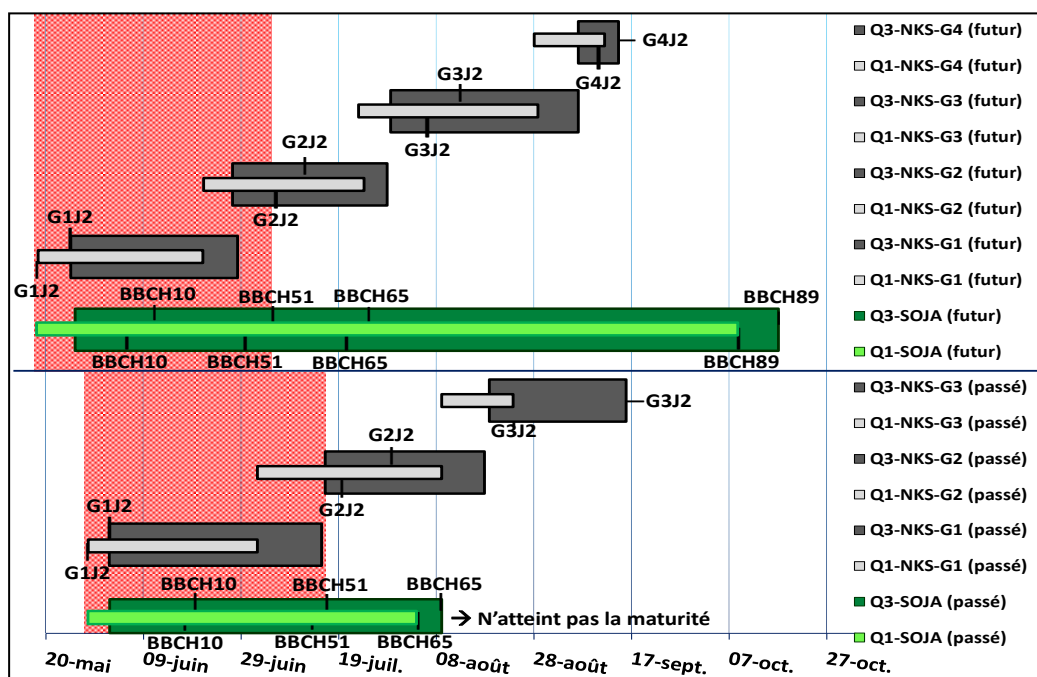


Figure 3.12 Représentation de la phénologie du soja et du cycle de vie du NKS au passé récent et au futur proche dans la région du Saguenay-Lac-St-Jean.

* Chaque génération de NKS est représentée en fonction du nombre de jours nécessaire pour compléter son cycle de vie, mais seul le stade infectieux (J2) est indiqué. Les résultats liés au Q1 sont indiqués au bas de la barre et ceux liés au Q3, en haut ou sur le côté droit. La zone en rouge représente la période de vulnérabilité du soja.

Tout comme le Bas-Saint-Laurent, la région du Saguenay ne se prêtait pas durant la période de référence à la production de soja issu du MGI. Quoi qu'il en soit, il est intéressant de constater que le raccourcissement de la durée des stades du NKS se fera légèrement plus rapidement que celui des stades phénologiques du soja puisqu'en de rares cas (date inférieure au quartile 1), il pourrait y avoir une seconde infection des racines durant la période de forte vulnérabilité.

En outre, durant les périodes 1971-2000 et 2041-2070, il y aura production d'une génération supplémentaire partielle qui atteindra le stade infectieux (J2). Cependant, l'impact de cette génération durant la période de référence sera nul, car l'hôte ne se rendra pas à maturité. En revanche, la dernière éclosion de J2 (G4), qui aura lieu à l'horizon 2050, surviendra durant la phase reproductive du soja, et elle pourrait avoir des impacts appréciables sur le remplissage des gousses, donc sur le rendement final.

Au final, pour chaque région, il semble qu'il y ait maintien du synchronisme entre le soja et le NKS en début de saison. En général, l'impact des CC sur les stades phénologiques du soja et du cycle de vie du soja sont sensiblement les mêmes. En effet, la durée des différents stades BBCH du soja et de ceux associés au développement du NKS diminue à la faveur des CC. Par conséquent, dans les deux cas, il y a recul de la date d'émergence des cotylédons et de la première éclosion qui sont à peu près synchrones puisque la production d'exsudats racinaires est fortement associée au premier pic de J2. De plus, il semble y avoir une certaine accélération de la vitesse de développement du NSK, en particulier, à partir de la mi-saison contrairement à la durée des stades phénologiques du soja qui semblent diminuer de façon plus régulière. En fait, les températures plus élevées associées à la mi-saison favorisent l'accélération du développement des NKS et l'apparition d'un plus grand nombre de générations, donc d'individus. Par conséquent, cela pourrait amplifier les dommages faits aux racines, mais aussi affecter ostensiblement la densité finale de NKS et l'inoculum de départ de la saison suivante.

De plus, l'analyse des figures 3.7 à 3.12 révèle que dans le Centre-du-Québec, durant la période du futur proche, il y aura toujours réinfection des racines par la seconde génération de J2 durant la période vulnérable du soja et que dans toutes les autres régions les

probabilités sont très faibles. Dès lors, comme la densité de J2 issus de la seconde génération est souvent plus importante que celle issue de la première génération dépendante de l'inoculum de départ, la réinfection des racines pourrait être plus intense et causer davantage de dommages. Or, un niveau d'infestation élevé accentuera les carences nutritionnelles et les stress hydriques, limitera le nombre de nodules, créera des voies d'entrées supplémentaires pour les autres maladies voire provoquera la mort de la racine pivot située dans les 10 à 15 premiers centimètres de profondeur (Koenning, 2000). Cependant, puisque 30 à 50% du potentiel de rendement est déterminé par le développement du système racinaire ayant lieu dans les premiers deux à quatre premières semaines suivant le semis (Koenning, 2000), les impacts de la première génération seront les plus déterminants.

D'autre part, l'analyse des figures 3.7 à 3.12 révèle qu'à la faveur des CC, le nombre de générations de NKS s'accroîtra dans toutes les régions agricoles évaluées. Ces générations supplémentaires auront, elles aussi, des impacts directs sur le rendement final, mais surtout, elles constitueront un réservoir de kystes prêts à éclore et infecter les racines l'année suivante. En effet, il est largement reconnu que c'est la densité finale de kystes qui fixera celle de la population initiale de la saison suivante. L'apparition de générations supplémentaires en fin de saison, qu'elles soient partielles ou non, aura un impact important sur l'inoculum de départ puisqu'elles coïncideront avec l'arrivée de températures plus fraîches et parfois de pluies plus abondantes qui sont des facteurs déterminants sur les processus d'entrée en dormance. Par conséquent, ces dernières générations tomberont probablement toutes en dormance pour l'hiver et reprendront leur développement au retour de conditions optimales et lors du relâchement des exsudats au moment du semis.

En plus d'être déterminé par les températures, le nombre de générations de NKS est également dépendant du groupe de maturité qui sera planté. En effet, les cultivars à maturité tardive provoqueront l'apparition d'une génération supplémentaire (Koenning, 2000). Dès lors, les populations pourraient doubler, voire tripler et générer un inoculum de départ plus important. À l'inverse, l'usage de cultivars à maturité hâtive n'améliorera probablement pas le rendement durant la saison en cours, mais permettra de réduire la densité finale de NKS.

Finalement, à la lumière de ce qui a été énoncé précédemment, il semble que le synchronisme imputable à la production de substances bioactives par les racines durant les stades vulnérables (semis à BBCH51) continue d'être favorisé, même en contexte de CC. Cependant, il semble que la hausse des températures imputable aux CC provoque des décalages liés au raccourcissement des stades de croissance du soja et de développement du NKS, dont le taux de développement serait plus fortement influencé à la mi-saison plutôt qu'au début. À plus long terme, cette situation pourrait avantager le soja puisqu'il n'y aurait pas de seconde infection durant les stades les plus sensibles au détournement de ses nutriments et de l'eau par la création du syncytium utile au NKS. En revanche, l'effet bénéfique serait annulé par la production d'un grand nombre de générations coïncidant avec l'arrivée de conditions climatiques et environnementales stimulant la dormance des œufs contenus dans les kystes. Par conséquent, le choix de la maturité du cultivar et de son niveau de résistance au NKS sera déterminant dans le contrôle des populations. Néanmoins, d'autres éléments le seront également et c'est pourquoi il sera utile, et même incontournable, d'analyser la situation par le biais de régions possédant des caractéristiques climatiques correspondant au Québec du futur (analogues spatiaux) afin d'identifier les meilleurs modes d'intervention et de contrôle.

3.4 Analyse de la situation du NKS et gestion préconisée dans les analogues spatiaux

Cette section présentera le statut actuel du NKS et les moyens de contrôle actuellement mis en place dans les analogues américains afin d'identifier les stratégies pouvant être intégrées dans les régions productrices de soja du Québec. La figure 3.13 présente la distribution actuelle du NKS dans les divers comtés américains infestés.

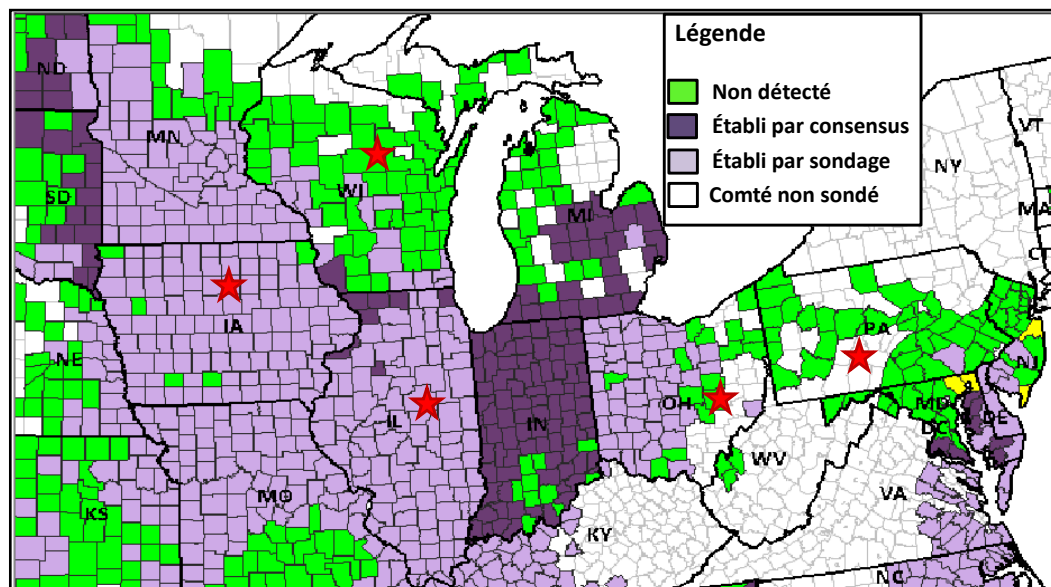


Figure 3.13 Distribution connue du NKS dans les cinq analogues spatiaux*.

*Les étoiles rouges situent les cinq analogues spatiaux des régions québécoises ciblées.

Adapté et traduit de la NAPIS, 2013

Comme l'illustre la figure 3.13, une progression est visible le long de la côte Est américaine et le NKS pourrait gagner du terrain à la faveur des CC (NAPIS, 2013). De plus, il est possible de voir que les cinq analogues sont envahis par le NKS ce qui permettra de cibler la problématique entourant la mise en place de moyens de gestion préventifs.

Illinois (Centre-du-Québec et Montérégie)

Le NKS a été identifié en 1962 et depuis 2005, il s'est introduit et établi dans tous les comtés de l'état (Morrison, 2009, NAPIS, 2013). Le pourcentage de champs infectés change du Nord (85 %) vers le sud (40-60 %) (University of Illinois (UI), 2000) et en 1995-1996, près de quatre champs sur cinq étaient envahis (Tylka, 2008). On y voit apparaître jusqu'à quatre générations de NKS par saison de croissance (UI, 2000). En terme de « races » telles que définies par Riggs et Schmitt (1988), on retrouve principalement la 3 et la 1, mais également les 2, 4, 5, 6, 8 et 9 (annexe 1). En termes de types HG (Niblack *et al.*, 2002), on a retrouvé dans divers champs 31% de 0 et 38% de 2.5.7, les autres présents sont : 0-, 1, 2, 3-, 4, 7, 1.2.3-, 2.7 et 5.7 (Bond *et al.*, 2013; Faghihi *et al.*, 2010). Le tableau 3.6 résume les actions de gestion encouragées.

Tableau 3.6 Options de gestion recommandées pour le contrôle du NKS en Illinois.

<ul style="list-style-type: none"> ➤ Échantillonner les champs lorsque là où des zones à faible rendement apparaissent sans explications (UI, 2000); ➤ Consulter le site internet de l'Université de l'Illinois qui diffuse divers documents sur les méthodes d'échantillonnage des sols ainsi que la liste de laboratoires d'analyse agréés comme <i>the University of Illinois Plant Clinic</i> (2013); ➤ Nettoyer l'équipement agricole de seconde main à l'aide d'un arrosoir à pression ou tout comme la machinerie lorsqu'il y a transfert d'un champ infesté à un autre (UI, 2000); ➤ Effectuer des rotations avec des plantes non hôtes, des cultivars susceptibles et résistants tout en variant les sources de résistance (quatre ans si retour sur maïs et cinq si retour sur soja) (UI, 2000); ➤ Consulter les listes de cultivars et leurs sources de résistance sur le site de la <i>Varietal Information Program for Soybeans</i> pour ne pas faciliter l'adaptation des populations à PI88788 et la rendre inefficace (Bond <i>et al.</i>, 2013; UI, 2000); ➤ Pour les types HG 1, il est préférable d'éviter la source de résistance Peking (PI 548402), pour le 2, éviter d'utiliser PI 88788 et pour le 4, il faut éviter les cv. Hartwig et CystX[®] (source de résistance PI 437654 et l'élite Williams 82) et il est préférable de semer une espèce non hôte (Bond <i>et al.</i>, 2013; Colgrove et Niblack, 2008).
--

Iowa (Capitale-Nationale, Centre-du-Québec, Lanaudière et Montérégie)

Le NKS a été introduit dans l'état de l'Iowa entre 1970 et 1975, sa présence a été confirmée en 1978 dans le comté de Winnebago et depuis, seuls cinq comtés sont exempts (NAPIS, 2013; Tylka, 1995). En outre, en 1995-1996, le NKS était rencontré dans près de trois champs sur quatre (Tylka, 2008). Les « races » les plus fréquentes sont la 1 et la 3, mais on y trouve également les 5, 6, 8 et 13 qui correspondent aux types HG 0-, 1-, 2- et 3- (Niblack et Riggs, 2004; North Central Soybean Research Program et l'Ontario Soybean Growers (NCRSP-OSG), 2009). Le tableau 3.7 résume les actions de gestion encouragées.

Tableau 3.7 Options de gestion recommandées pour le contrôle du NKS en Iowa.

<ul style="list-style-type: none"> ➤ Effectuer l'échantillonnage des champs aux quatre à six ans (Tylka, 2011); ➤ Utiliser en rotation des plantes non hôtes telles que le maïs, l'avoine ou la luzerne durant deux ans (réduit de 50 % les populations de NKS après un an) (Tylka, 2011). Après deux ans, semer un cultivar de soja résistant, puis, l'année suivante échantillonner les sols et répéter la rotation au besoin (Tylka, 2008); ➤ Sélectionner les cultivars résistants avec parcimonie puisque parmi les 800 disponibles, 98 % reposent sur PI88788 et qu'une surutilisation favorise la résistance des NKS (Tylka, 2011); ➤ Après avoir semé PI88788, utiliser des cultivars issus de Peking (PI 548402) ou de PUSCN-14, mais ayant différents gènes de résistance (rhg₁, rhg₂, rhg₃, Rhg₄ et Rhg₅) (Tylka, 2011); ➤ Investir en recherche afin de développer de nouvelles variétés de soja résistant reposant sur des technologies telles que l'extinction de gènes (<i>gene silencing</i>) provoqué par la présence d'ARN interférence (Tylka, 2008); ➤ Favoriser le développement d'amendements plus performants, d'enveloppes chimiques des grains, d'aérosols foliaires et de l'amélioration de traitements chimiques tels que N-Viro Soil, Agri-Terra, N-Hibit[™] et ProAct[™] (Tylka, 2008).

Ohio (Lanaudière)

Le NKS a été découvert en 1987 et depuis, il est présent dans 68 comtés (Dorrance *et al.*, 2012; NAPIS, 2013). En Ohio, sous conditions optimales de température et de précipitation,

le NKS peut compléter son cycle de vie en 24 à 30 j et en moyenne, trois à cinq générations se développent (Dorrance *et al.*, 2012). Les «races» qui y sont retrouvées sont principalement les 2 et 3 qui correspondent respectivement aux types HG 3- et 0- et on a formellement identifié la 2- à Sandusky et Putnam (NCRSP et OSG, 2009; Niblack et Riggs, 2004). Le tableau 3.8 résume les actions de gestion encouragées.

Tableau 3.8 Options de gestion recommandées pour le contrôle du NKS en Ohio.

➤	Effectuer l'échantillonnage des champs régulièrement (Dorrance <i>et al.</i> , 2012);
➤	Mettre en œuvre les stratégies de rotation avec des plantes non hôtes (maïs, luzerne, blé, avoine, etc.) en fonction du nombre d'œufs et de kystes dans 100 à 200 cm ³ de sol (équivalent à entre 120 et 250 ml) : en deçà de 0-200 œufs/100-200 cm ³ de sol → continuer la surveillance; entre 200 et 2000 œufs/100-200 cm ³ de sol → planter des variétés résistantes ou des plantes non hôtes; entre 2000 et 5000 œufs/100-200 cm ³ de sol → un an avec une plante non hôte suivie d'une année semée avec une variété résistante; au-delà de 5000 œufs/100-200 cm ³ de sol → utiliser une plante non hôte durant deux à trois ans et échantillonner le sol à nouveau, répéter au besoin (Dorrance <i>et al.</i> , 2012);
➤	Varier l'utilisation des sources de résistance (même si la majorité est issue de PI88788) en plantant également des cultivars issus de Hartwig (PI 437654) ou de Peking (PI 548402) (Dorrance <i>et al.</i> , 2012);
➤	Optimiser les pratiques agricoles : maintien d'un niveau de fertilité optimal; conservation d'un pH variant entre 5.9 et 7.0; synchronisation des dates de semis; amélioration du système de drainage; choisir cultivars également résistants à d'autres maladies transmises par le sol (par ex. à <i>F. virguliforme</i> ou <i>C. gregata</i>); prévenir l'introduction du NKS par l'entretien de la machinerie agricole, etc. (Niblack et Tylka, 2012).

Pennsylvanie (Bas-Saint-Laurent et Saguenay-Lac-Saint-Jean)

En 2002, on a détecté la présence du NKS dans le comté de Lancaster (De Wolf et Halbrecht, 2004; NAPIS, 2013). Depuis, des enquêtes menées dans 35 comtés à travers l'état n'ont pas permis d'y détecter le NKS ailleurs (NAPIS, 2013). Cependant, il est présent dans les comtés adjacents à la Pennsylvanie de trois états limitrophes (New Jersey, Delaware et Maryland) (NAPIS, 2013). Les «races» 1, 3 et 9 ou types HG 2-, 0- sont probablement ceux retrouvés dans cet état puisqu'elles dominent dans les comtés infectés des trois États contigus (Niblack et Riggs, 2004). Le tableau 3.9 résume les actions de gestion encouragées.

Tableau 3.9 Options de gestion recommandées pour le contrôle du NKS en Pennsylvanie.

➤	Urgent besoin de développer un système de contrôle limitant la dispersion du NKS et de cultivars résistants issus de MG 0, I et II (De Wolf et Halbrecht, 2004);
➤	Mesures d'urgence actuellement préconisées en cas de détection : <ul style="list-style-type: none"> ○ si le sol renferme moins de 2000 œufs/200cm³ → rotation sur quatre ans de plantes cultivées non hôtes comme les petits grains (par ex. la luzerne ou le maïs), de cultivars issus de sources de résistance variées, puis la dernière année, d'utiliser un cultivar susceptible si la densité d'œufs est en deçà de 250 œufs/200 cm³ de sol (De Wolf et Halbrecht, 2004); ○ si le sol renferme plus de 2000 œufs/200 cm³, rotation sur plus de quatre ans en n'utilisant que des espèces non hôtes avant de réintégrer des cultivars de soja résistants si les échantillons renferment moins de 250 œufs/200 cm³ (De Wolf et Halbrecht, 2004).

Wisconsin (Bas-Saint-Laurent, Lanaudière et Saguenay-Lac-Saint-Jean)

Le NKS a été introduit en 1981 dans le comté de Racine au Wisconsin par le biais de transplants de choux infectés originaires du Tennessee (Phibbs *et al.*, 2012). Depuis, il a envahi 50 comtés représentant près de 92% des superficies de soja (Phibbs *et al.*, 2012). Les «races» identifiées sont les 3, 5 et 6 (Niblack et Riggs, 2004) et les types HG 0, 1, 2, 7, 2.7, 5.7 et 2.5.7 (MacGuidwin, 2004; NCRSP et OSG, 2009). Le tableau 3.10 résume les actions de gestion encouragées.

Tableau 3.10 Options de gestion recommandées pour le contrôle du NKS au Wisconsin.

➤	Analyser les sols tous les deux trois ans même s'il n'y a pas de perte de rendement (MacGuidwin, 2004; Phibbs <i>et al.</i> , 2012);
➤	Continuer la mise en place de programmes visant à encourager les agriculteurs à faire analyser leurs sols (par ex. le laboratoire de l'Université du Wisconsin offrait quelques analyses de sol gratuites) (Phibbs <i>et al.</i> , 2012);
➤	Pour toute question, quant à la gestion du NKS par le producteur, se référer au guide édité par Niblack et Tylka en 2012 et disponible sur le site de la <i>Plant Health Initiative</i> (PHI) et de la <i>North Central Soybean Research Program</i> (NCSRSP);
➤	Préconiser l'utilisation des cultivars tels que CystX [®] (Croisement entre Hartwig et Williams 82) qui est reconnu pour être résistant à la grande majorité des populations de NKS retrouvées dans cet état, mais favoriser l'utilisation de différentes variétés issues de PI88788 tant qu'elles maintiennent de faibles densités (MacGuidwin, 2004)

En conclusion, dans la majorité des états américains, on préconise la rotation de cultivars résistants issus de différentes sources de résistance et de plantes cultivées non hôtes afin de réduire la densité de population de NKS. Le nombre d'années en rotation est déterminé en fonction de la densité de NKS. Toutefois, malgré celles-ci, il est presque impossible d'éliminer tous les œufs/kystes puisque ceux-ci peuvent rester inactifs durant plus de huit ans (Slack *et al.*, 1972). En revanche, il semble que le maintien de conditions optimales dans les champs permet de limiter les dommages. D'autres moyens de lutte (chimique et

biologique) sont parfois proposés, mais leur efficacité limitée force leur utilisation conjointe avec des cultivars résistants. Ainsi, même si la lutte biologique peut être efficace, il semble difficile de maintenir l'efficacité des sols suppressifs et la présence d'antagonistes en champs et très peu de produits commerciaux sont disponibles (Niblack et Tylka, 2012). L'usage de nématicides est rarement recommandé puisqu'ils augmentent le coût de production versus les profits générés, qu'ils peuvent favoriser une densité de NKS plus forte en fin de saison et qu'ils sont dommageables pour l'environnement (Niblack et Tylka, 2012). Finalement, afin de maintenir le rendement on met l'accent sur le contrôle des autres pathogènes susceptibles de créer des complexes de maladies avec le NKS (Niblack et Tylka, 2012). Ainsi, il semble important de visualiser ces modes de contrôle dans un contexte québécois afin d'évaluer les stratégies actuellement disponibles et adaptables de même qu'identifier les défis à relever et les directions que devrait prendre la recherche afin de limiter la propagation du NKS.

3.5 Recommandations

Comme le NKS est déjà présent au Québec, sa présence causera de nombreuses problématiques aux différents intervenants. C'est pourquoi cette section résumera les impacts des CC sur les agroécosystèmes, identifiera les défis et besoins identifiés dans les analogues spatiaux et proposera des orientations de recherche devant être préconisées afin de limiter la propagation et les dommages causés par le NKS. Dans un second temps, certaines recommandations seront faites quant aux paramètres à ajouter dans l'optique d'améliorer le modèle bioclimatique simulant le cycle de vie du NKS.

3.5.1 Gestion du NKS au Québec dans un contexte de changements climatiques : défis et orientation de la recherche

La gestion du NKS, qui a le potentiel de devenir une EEE au Québec, pose de nombreux défis actuellement aux É.-U. Ainsi, comme le NKS a récemment été introduit au Québec, il est dorénavant impératif que la province s'outille afin d'être en mesure de relever les nouveaux défis que sa présence imposera ainsi que de maintenir la santé des agroécosystèmes de soja, leur rendement et leur rentabilité. C'est pourquoi il faut aussi, d'ores et déjà, cibler les besoins en recherche afin de développer des stratégies d'intervention adaptées aux problématiques accentuées par les CC (tableau 3.11).

Tableau 3.11 Principaux défis, modes de gestion actuellement déployés aux É.-U. et en Ontario ainsi que les besoins en recherche pour le Québec.

Système ou organisme touché	Impacts des CC et défis futurs	Modes de gestion actuels pouvant mitiger les impacts	Besoins en recherche et en développement
Agroécosystèmes	Changements des assemblages d'espèces de la rhizosphère.	Rotation des plantes cultivées et utilisation de pratiques agricoles visant à conserver les sols. Limiter l'utilisation des pesticides.	Développement de pratiques adaptées aux conditions environnementales et agroécosystèmes québécois.
	Modification de la chaîne trophique du sol.	Limiter les intrants agrochimiques.	Poursuivre le développement de pratiques culturales favorisant la conservation et le maintien de la diversité dans les sols.
	Hausse des épisodes de sécheresses.	Ajout de systèmes d'irrigation et utilisation de cultivars résistants à la sécheresse.	Évaluation des risques liés à la contamination des champs avoisinants par les eaux d'irrigation rejetées dans les cours d'eau pour développer des solutions limitant la propagation de l'espèce.
Glycine max (L.) Merr. soja	Expansion des zones de production de soja.	Nettoyer les équipements agricoles provenant de lieux infectés et assurer que le matériel végétal est exempt de terre.	Le contrôle est très difficile. Besoin de développer une stratégie visant à faciliter la gestion des équipements agricoles et du matériel agricole pour les producteurs.
	Changements des mécanismes de défense de la plante et changement dans les interactions hôte-NKS.	Utilisation de sources de résistance en alternance.	Besoin d'expérimenter en laboratoire et au champ l'impact des paramètres liés aux CC sur les modifications morphologiques et la réponse de défense au NKS.
	Changements dans les pathosystèmes avec interactions de multiples espèces (champignons, insectes, mauvaises herbes, NKS)	Utilisation de cultivars résistants aux NKS et aux autres pathogènes seuls ou en combinaison en mélangeant les semences.	Besoin d'expérimenter en laboratoire et au champ l'impact des paramètres liés aux CC sur les pathosystèmes formés avec le NKS afin de développer des cultivars résistants aux espèces impliquées. Recherche dans la lutte biologique et de nouveaux fongicides ou nématicides respectueux de l'environnement.
<i>Heterodera glycines</i> Ichinohe, 1952	Changement dans la distribution de NKS.	Nettoyer les équipements agricoles provenant de lieux infectés et assurer que le matériel végétal est exempt de terre.	Expérimentation en conditions naturelles de la dispersion du NKS par le vent et par les eaux de ruissellement à l'aide d'appareils de mesure afin de développer des stratégies ou des aménagements limitant la dispersion naturelle. Étudier le marché de la revente d'équipement agricole (les flux, la provenance et la destination) et le marché des semences afin d'évaluer les risques réels de dispersion du NKS et d'adapter le marché afin de l'adapter et limiter les

Système ou organisme touché	Impacts des CC et défis futurs	Modes de gestion actuels pouvant mitiger les impacts	Besoins en recherche et en développement
	Changements des dates de la première et de la seconde éclosion et du nombre de générations.	Utiliser de cultivars hâtifs ou tardifs et adapter la date de plantation.	déplacements du NKS. Effectuer des expérimentations visant à adapter ce mode de gestion aux conditions environnementales et agroécosystèmes de soja québécois.
	Changements au niveau de la survie hivernale.	Contrôler la présence de mauvaises herbes annuelles d'hiver (par ex. <i>Lamium purpureum</i> L., <i>L. amplexicaule</i> L. et <i>Thlaspi arvense</i>) qui agissent comme hôte alternatif et augmentent la densité de population au printemps. Trois modes de gestion impliquant des herbicides appliqués au début ou à la fin de l'automne et au moment de la post-émergence au printemps.	Effectuer des expérimentations visant à trouver une solution alternative à l'utilisation d'herbicide pour limiter les impacts sur l'environnement. Étudier le cycle de vie des mauvaises herbes hivernales au Québec afin d'optimiser les applications d'herbicides le cas échéant. Développer des modes de contrôle alternatifs pour le contrôle de ces mauvaises herbes.

Sources : Colgrove et Niblack, 2008; Koenning *et al.*, 1996; Mock *et al.*, 2007; Niblack et Tylka, 2012; OMAFRA, 2011; OSACC, 2013; Shannon *et al.*, 2004; Tylka, 2013.

Comme l'illustre le tableau 3.11, de nombreux défis attendent le Québec de demain si le NKS venait à être introduit aux vues de sa progression rapide vers le nord (Orf, 2013). Les défis les plus importants seront indéniablement liés au développement de cultivars résistants puisque c'est actuellement le moyen de lutte le plus efficace. Toutefois, plusieurs problématiques entourent leur développement dans les zones nordiques de l'Amérique du Nord telles que le Québec. Parmi ceux-ci, le temps requis pour leur développement, l'élaboration de variétés à l'intérieur des MG 0 à II, le maintien de la durabilité des sources de résistance liée au partage de gènes identiques et le croisement des cultivars résistants avec des lignées élites pour améliorer les qualités agronomiques et le rendement (tableau 3.12) (Colgrove et Niblack, 2008; Orf, 2007 et 2013; Shannon *et al.*, 2004; Tylka, 1998).

Tableau 3.12 Principaux besoins quant à l'utilisation et au développement de cultivars résistants au NKS, au Québec.

<p>➤ Prévoir rapidement le développement de cultivars ayant toutes les qualités requises (agronomiques et résistance) pour les zones de maturité visées (Québec) puisque cela peut prendre de six à dix ans (Orf, 2007 et 2013) :</p> <ul style="list-style-type: none"> ○ les croisements de variétés de soja prennent en moyenne six mois; ○ la multiplication des plants par autofécondation peut s'étaler sur une à deux années; ○ la sélection en fonction du phénotype peut prendre un an; ○ les essais de rendement peuvent durer de deux à quatre ans; ○ l'évaluation des plants prend environ un an; ○ la multiplication des graines sélectionnées dure entre une et deux années.
<p>➤ Développer rapidement des cultivars résistants à maturité hâtive et pouvant être cultivés dans les zones de maturité 00 à II, car il y en a très peu de disponibles sur le marché (Shannon <i>et al.</i>, 2004) :</p> <ul style="list-style-type: none"> ○ Entre 2010 et 2012, en Ontario (OSACC, 2013) : <ul style="list-style-type: none"> ▪ MG 00 → 1 était résistant au NKS et tolérant à l'herbicide <i>Roundup</i>®; ▪ MG 0 → 6 étaient résistants au NKS et tolérants à l'herbicide <i>Roundup</i>®; ▪ MG I → 18 étaient résistants au NKS et tolérants à l'herbicide <i>Roundup</i>®; → 4 étaient résistants au NKS et non tolérants au <i>Roundup</i>®; ▪ MG II → 45 étaient résistants au NKS et tolérants à l'herbicide <i>Roundup</i>®; → 6 étaient résistants au NKS et non tolérants au <i>Roundup</i>®; → 2 étaient résistants au NKS et tolérants à l'herbicide <i>LibertyLink</i>®.
<p>➤ Favoriser impérativement la durabilité des cultivars résistants en variant les gènes utilisés puisque :</p> <ul style="list-style-type: none"> ○ sur 118 lignées seules quelques-unes possèdent des niveaux de résistance «moyenne à élevée» aux divers types HG et sont disponibles pour le développement de nouvelles variétés (Colgrove et Niblack, 2008; Rao Arelli <i>et al.</i>, 1997; Shannon <i>et al.</i>, 2004) : <ul style="list-style-type: none"> ▪ PI 548408 (Peking); ▪ PI 90763 (action similaire à Peking); ▪ PI 437654 (comprend Hartwig et CystX®); ▪ PI 209332 (action similaire à PI 88788); ▪ PI 88788 → près de 90% des cultivars américains et virtuellement tous les cultivars canadiens (Budzen <i>et al.</i>, 2013; Colgrove et Niblack, 2008; Tylka, 1998).
<p>➤ Maximiser la recherche génomique sur le partage des gènes et l'impact du nombre de copies (Cook <i>et al.</i>, 2012) situées sur les locus d'importance entre les lignées utilisées pour le développement de cultivars résistants (les cibler et établir la liste des partages) puisque:</p> <ul style="list-style-type: none"> ○ la majorité des variétés partagent les mêmes gènes de résistance (sur les locus <i>rhg</i>₁, <i>rhg</i>₂, <i>rhg</i>₃, <i>Rhg</i>₄ et <i>Rhg</i>₅) qu'ils soient récessifs ou dominants (Colgrove et Niblack, 2008; Orf, 2007).
<p>➤ Développer de nouveaux cultivars résistants à partir des lignées classifiées selon leurs gènes (locus <i>rhg</i>₁, <i>rhg</i>₂, <i>rhg</i>₃, <i>Rhg</i>₄ et <i>Rhg</i>₅) et ayant des qualités agronomiques utiles (enveloppes pâles, résistance à d'autres pathogènes formant des complexes de maladies ou aux herbicides (<i>Roundup</i>® ou <i>LibertyLink</i>®), à la sécheresse, etc.) puisque :</p> <ul style="list-style-type: none"> ○ Limitation du choix parmi les 118 lignées résistantes identifiées par Rao Arelli <i>et al.</i> (1997) autant au niveau des résistances aux types HG qu'à celui de la couleur de l'enveloppe : <ul style="list-style-type: none"> ▪ 32 possèdent une résistance variant entre «susceptible» et «résistant» selon la «race» de NKS présente (1, 2, 3, 4 et 14 (types HG 2-, 1.2-, 0-, 1.2.3- et 1.3-) (Shannon <i>et al.</i>, 2004); ▪ Parmi les 32 lignées potentielles pour le Québec (Shannon <i>et al.</i>, 2004) : → MG 0 = 2 lignées avec des enveloppes jaunes; → MG I = 4 lignées (enveloppes : 2 jaunes; 2 brunes); → MG II = 28 lignées (enveloppes : 8 jaunes; 4 vertes; 2 brunes; 10 noires); ○ Besoin de contrôler d'autres espèces nuisibles ayant le potentiel de former des complexes de maladies avec le soja (par ex. <i>C.gregata</i>, <i>S. sclerotiorum</i>, <i>F. virguliforme</i>, <i>A. glycines</i> ou le virus de la mosaïque) (Orf, 2007); ○ Besoin de limiter les impacts des CC en intégrant des qualités agronomiques d'autres lignées de soja «élite» comme la résistance à la sécheresse ou aux stress hydriques (Orf, 2007).

L'analyse de la situation du NKS dans les analogues et la lecture du tableau 3.12 montrent qu'il reste beaucoup à faire au Québec afin de développer une stratégie préventive liée à l'introduction éminente du NKS ou d'autres EEE et aux divers bouleversements que causeront les CC autant sur les agroécosystèmes de soja, les plants que sur *H. glycines*. Également, les défis identifiés dans les états américains analogues et décrits dans le tableau 3.12, soulèvent l'idée qu'il reste encore d'énormes besoins en recherche afin d'améliorer les connaissances actuelles des différentes interactions à l'intérieur du pathosystème créé par le NKS avec le soja, mais également avec les autres espèces indigènes ou non, présentes ou à haut risque d'être introduites au Québec dans un avenir rapproché. Finalement, il reste de nombreuses limites liées à l'utilisation et au développement de cultivars résistants (tableau 3.12) et sur lesquels la recherche devrait porter puisque leur utilisation reste le moyen de contrôle le plus efficace, en comparaison avec la lutte biologique, et le moins dommageable pour l'environnement lorsque comparé à l'action néfaste des nématicides.

3.5.2 Améliorer le modèle bioclimatique du cycle de vie du NKS en considérant d'autres paramètres fortement associés aux CC.

L'analyse de la littérature a permis d'identifier plusieurs éléments liés aux CC qui seront appelés à changer dans le futur et qui pourraient influencer le cycle de vie du NKS : le CO₂, l'O₃, l'apparition ou le renforcement de maladies et les régimes de pluies. C'est pourquoi ils pourraient être intégrés au modèle bioclimatique afin de l'améliorer (tableau 3.13).

Tableau 3.13 Autres paramètres influençant le cycle de vie du NKS et pouvant être intégrés au modèle bioclimatique dans le futur.

<p>☞ Intégrer les concentrations de CO₂ :</p> <ul style="list-style-type: none"> ○ la moyenne mondiale annuelle de CO₂ dans l'atmosphère était de 392.53 ppm et d'ici 2100, elle atteindra entre 500 et 1000 ppm (GIEC, 2007; NOAA, 2013); ○ des concentrations de 700 ppm de CO₂ favoriseraient des racines plus longues, plus denses, au diamètre plus gros et s'ancrant plus profondément dans le sol (Rogers <i>et al.</i>, 1992); ○ les changements morphologiques pourraient se répercuter sur la rhizosphère (compétition, dynamique des populations de NKS), sur les quantités d'exsudats (éclosion et chimiotaxie) voire sur le nombre de sites d'infection disponibles.
<p>☞ Intégrer les concentrations d'O₃ troposphérique :</p> <ul style="list-style-type: none"> ○ impact sur la reproduction (faible production de kystes et de mâles) et sur le développement du NKS en altérant la quantité et la qualité des nutriments du syncytium (Weber <i>et al.</i>, 1979); ○ l'O₃ limitera la production de nodules limitant la croissance du soja et la présence du NKS accentuera la nécrose et la chlorose des feuilles (Weber <i>et al.</i>, 1979); ○ ce polluant atmosphérique limite la croissance du plant directement, il influencera indirectement le NKS en altérant le syncytium qui est indispensable à la survie du NKS.
<p>☞ Intégrer les autres maladies (complexes de maladie formés avec le NKS) :</p> <ul style="list-style-type: none"> ○ intégrer le cycle de vie des maladies déjà présentes au Québec et reconnues pour former des complexes de maladies avec le NKS (Bond et Wrather, 2004; McCarville <i>et al.</i>, 2012; Westphal et Xing, 2011); ○ surveiller l'émergence de nouvelles maladies (par ex. la rouille asiatique) influencées par le climat, avec lequel le NKS pourrait développer un complexe de maladie et intégrer son cycle de vie dans le modèle (Wrather <i>et al.</i>, 2010).
<p>☞ Intégrer les précipitations :</p> <ul style="list-style-type: none"> ○ on prévoit qu'au printemps et à l'automne les précipitations totales devraient augmenter respectivement de 16-22 % et de 6-10 % dans les zones de production de soja en Ontario et au Québec à l'horizon 2050 (Réseau Canadien des scénarios de changements climatiques (RCSCC), 2013); ○ à la fin de l'automne le couvert est moins dense et que le nombre de kystes est à son maximum (Tonneson, 2007), à l'arrivée du printemps le sol n'est pas protégé par la végétation → cela pourrait influencer la dispersion du NKS par le ruissellement; ○ des sols plus humides pourraient favoriser la présence de champignons antagonistes et limiter la viabilité des kystes ou à l'inverse favoriser sa survie (Heatherly <i>et al.</i>, 1982; Slack <i>et al.</i>, 1972); ○ la baisse des précipitations prévue pour la période estivale (-5 à -10 %) pourrait accentuer les dommages du plant et réduire le nombre de gousses (stade R5 ou BBCH 69), car le plant subira un double stress découlant du manque d'eau et de la présence du NKS (Young et Heatherly, 1988).

En résumé, la connaissance des impacts des CC sur le NKS et sur ses interactions imputables à la hausse du CO₂ et de l'O₃, à la modification du comportement des pathogènes et au régime de pluie faciliterait la compréhension de la biologie de l'espèce et permettrait le développement de systèmes de gestion intégrée plus performants.

Conclusion

L'accentuation des échanges commerciaux, l'accroissement des mouvements migratoires des populations et la modification des habitats par le biais des CC ont eu pour effet d'accélérer l'introduction d'espèces exotiques envahissantes à l'intérieur de nouveaux environnements. Ces nouveaux arrivants sont particulièrement dérangeants dans la mesure où, la plupart du temps, les mesures de contrôle naturel qui existaient dans leur environnement d'origine sont pratiquement inexistantes dans leurs lieux d'introduction. Ceci est particulièrement vrai chez *Heterodera glycines* Ichinohe, une espèce d'origine asiatique qui a été récemment introduite en Amérique et qui parvient à éliminer ou neutraliser les mécanismes de défense de son hôte principal, le soja. Ce faisant, cette espèce engendre de nombreuses pertes économiques, menace la santé des agroécosystèmes de soja et menace la sécurité alimentaire. Compte tenu du fait que la production de soja ne cesse de gagner en importance et que les CC modifient les habitats retrouvés à l'intérieur des agroécosystèmes, il est devenu primordial d'observer le changement de comportement et de dynamique du parasite et de son hôte à des fins préventives. Par conséquent, la modélisation bioclimatique de même que l'utilisation d'analogues spatiaux peuvent se révéler des outils permettant l'élaboration de stratégies novatrices qui limiteront tout autant les pertes de rendement que les menaces qui planent sur la santé environnementale des agroécosystèmes de soja. Puisque la production de soja ne cesse de gagner en importance au Québec et que le NKS y a récemment été détecté en Montérégie (Saint-Anicet), cette province semblait tout indiquée à la création de l'étude de cas présentée dans cet essai.

Dans cette optique, le premier chapitre avait pour objectif de situer la culture du soja dans son ensemble, et ce, à l'échelle mondiale. Ainsi, l'histoire de l'introduction du soja de même que sa distribution actuelle ont été présentées afin d'illustrer comment les superficies occupées par cette plante ont gagné en importance à travers le temps. Puis, les éléments ayant trait à sa biologie ont été présentés afin de mettre en contexte l'impact qu'ont les nombreuses maladies et organismes nuisibles sur sa croissance et sur les rendements finaux. D'ailleurs, ces maladies et organismes nuisibles sont tellement importants qu'ils génèrent chaque année d'importantes pertes économiques et qu'ils menacent la santé des agroécosystèmes. Sans compter qu'à la faveur des CC, les agroécosystèmes, la physiologie

du soja et les dynamiques des maladies, insectes et organismes nuisibles sont aussi appelés à changer et modifier les rendements. Par conséquent, ces éléments ont été abordés afin d'illustrer la précarité de cette culture face aux invasions biologiques et aux CC.

Ensuite, l'objectif du second chapitre était de présenter un des organismes pathogènes du soja qui cause actuellement des réductions de rendement très élevées et des pertes économiques parmi les plus importantes. Ainsi, il a été vu que cette espèce a été introduite assez hâtivement en Asie, mais n'a été détecté que récemment en Amérique. Également, ce chapitre a permis de donner un aperçu assez complet de sa biologie qui est assez complexe, de son mode de parasitisme et des liens étroits qu'elle entretient avec son hôte et avec les autres maladies du soja qui forment ensemble des complexes de maladies. D'ailleurs, comme c'est un organisme poïkilotherme, l'impact probable des CC sur sa biologie et sur ces interactions avec le soja et ses autres maladies ont été analysés afin d'illustrer la complexité des échanges qui auront lieu entre ces derniers dans le futur.

Le dernier chapitre avait plusieurs objectifs. D'abord, il devait démontrer l'importance de la production de soja au Québec, puis présenter les résultats issus de la modélisation de la phénologie du soja en présence de conditions climatiques passées (1971-2000) et futures (2041-2070) à l'aide d'un modèle préexistant. Ensuite, il avait pour but la création d'un modèle bioclimatique simulant le cycle de vie du NKS en présence de conditions climatiques du passé et du futur. Ces deux modèles devaient permettre d'identifier les impacts qu'auront les CC sur leurs interactions. Finalement, le dernier objectif visait à déterminer des analogues spatiaux et à analyser à l'intérieur de ceux-ci les options de gestions actuellement mises en œuvre afin d'émettre des recommandations pour le Québec.

La modélisation de la phénologie du soja a permis de connaître les différentes dates d'atteinte, de la période passée et future, de cinq stades importants (semis, foliaire (BBCH 10), reproductif (BBCH 51), fin de la floraison (BBCH 65) et maturité (BBCH 89)), la durée de la croissance du soja (du semis à la maturité) de même que de situer la période de forte vulnérabilité aux infections de NKS. Ce modèle a montré qu'à l'heure actuelle le Bas-Saint-Laurent et le Sagunay-Lac-Saint-Jean ne peuvent pas cultiver les cultivars de soja issus du MG I et que le réchauffement des températures prévu pour la période future ne devrait pas

être suffisant pour le permettre. Par ailleurs, la modélisation du cycle de vie du NKS a permis de démontrer qu'à l'heure actuelle, toutes les régions agricoles étudiées détiennent le potentiel de supporter des populations de NKS. De plus, le modèle a permis de connaître les dates d'apparition de trois différents stades (œufs, éclosion, reproduction) et le nombre possible de générations pour la période de référence et celle du futur proche. Ainsi, dans toutes les régions étudiées, il devrait y avoir d'une à deux générations supplémentaires partielles et complètes. Également, les modèles ont permis de déterminer que les correspondances entre les phases vulnérables aux infections et les éclosions de J2 seraient maintenues. Donc, le synchronisme entre les deux espèces persistera dans le futur puisque la croissance du soja et le développement du NKS accéléreront en concomitance. Également, il semblerait que durant la période du futur, l'augmentation du nombre de générations aura des répercussions plus fortes sur la densité des inoculums de départ.

Ensuite, la situation des états américains producteurs de soja aux prises avec le NKS et leur mode de gestion ont été analysés. Ces analyses ont ensuite servi à cibler les meilleures options de contrôle de même que les problématiques rencontrées. Ces problématiques portaient essentiellement sur la difficulté de développer des cultivars portant une résistance durable dans le temps et des recommandations à cet effet ont été émises pour le Québec. Également, une autre problématique fréquemment observée était liée à la connaissance des gènes de résistance portés par les lignées servant au développement de cultivars qui était souvent inconnue ou fragmentaire.

En somme, à la lumière des résultats obtenus des deux modélisations et de l'analyse de la situation du NKS à l'aide d'analogues spatiaux, et malgré leurs limites respectives, ces deux types d'analyses ont le potentiel de devenir des outils indispensables à l'élaboration de stratégies novatrices dans les lieux nouvellement perturbés par l'arrivée d'EEE. Cependant, tel que discuté dans la seconde partie des recommandations, les modèles bioclimatiques pourraient être améliorés afin de les rendre plus sensibles aux différents éléments environnants influençant les paramètres physiologiques des espèces. C'est pourquoi dans le futur de nouveaux éléments du milieu pourraient être pris en compte afin de raffiner la réponse des modèles bioclimatiques et des analyses à l'aide d'analogues spatiaux en lien avec les variations du climat.

Références

- Adams, R. M., Chen, C. C., McCarl, B. A. et Schimmelpfening, D. E. (2001). Climate variability and climate change: implications for agriculture. In Hall, D. C. et Horwarth, R. B. (Éds.) The long term economics of climate change: Beyond a Doubling of Greenhouse Gas Concentrations, Volume 3 (Chap. 3, p. 95-113). Emerald Group Publishing Limited : Bingley, 336p.
- Agence canadienne d'inspection des aliments, ACIA (2011a). Document de travail sur la gestion des risques phytosanitaires *Heterodera glycines* Ichinohe (nématode à kyste du soja). In Document de consultation. [En ligne] <http://cdnseed.org/wpcontent/uploads/2011/08/SoybeanCystNematodeCFIAFrench.pdf> (Page consultée le 25 septembre 2012).
- Agence canadienne d'inspection des aliments, ACIA (2011b). Nématode à kyste du soja (*Heterodera glycines* Ichinohe) - Document de questions et réponses n° 3078340. In Document de gestion des risques – Consultation auprès des intervenants. [En ligne] <http://cdnseed.org/wp-content/uploads/2011/12/QA-December-2011-French.pdf> (Page consultée le 29 mai 2013).
- Agence canadienne d'inspection des aliments, ACIA (2012). The Biology of Glycine max (L.) Merr. (Soybean). [En ligne] <http://www.inspection.gc.ca/plants/plants-with-novel-traits/applicants/directive-94-08/biology-documents/glycine-max-l-merr-eng/1330975306785/1330975382668#B1> (Page consultée le 29 janvier 2013).
- Agrios, G.N. (2005). Plant diseases caused by nematodes. In Agrios, G. N. (Éd.). Plant pathology. Fifth edition. (Chap. 15, 826-874). Elsevier Academic Press : Oxford. 922 p.
- Ainsworth, E. A., Davey, P. A., Bernacchi, C. J., Dermody, O. C., Heaton, E. A., Moore, D. J., Morgan, P. b., Naidu, S. L., Yoo Ra, H.-S., Zhu, X.-G., Curtis, P. S. et Long, S. P. (2002). A meta-analysis of elevated CO₂ effects on soybean (*Glycine max*) physiology, growth and yield. Glob. Change Biol. 8, 695-709.
- Akhtar, M. et Malik, A. (2000). Roles of organic soil amendments and soil organisms in the biological control of plant-parasitic nematodes: a review. Bioresource Technol. 74, 35-47.
- Allen, J. (2004). Tango in atmosphere : ozone and climate change. [En ligne] <http://www.theozonehole.com/climate.htm> (Page consultée le 24 janvier 2013).
- Allen, L. H., Bisbal, E.C., Boote, K. J. et Jones, P. H. (1991). Soybean dry matter allocation under subambient and superambient levels of carbon dioxide concentration. Crop Sci. 29, 98-105.
- Alston, D. G. et Schmitt, D. P. (1987). Population Density and Spatial Pattern of *Heterodera glycines* in Relation to Soybean Phenology. J. Nematol. 19, 336-345.

- Alston, D. G. et Schmitt, D. P. (1988). Development of *Heterodera glycines* life stage as influence by temperature. *J. Nematol.* 20, 366-372.
- Alston, D. G., Schmitt, D. P., Bradley, J. R. Jr. et Coble, H. D. (1993). Multiple pest interactions in soybean: effects on *Heterodera glycines* egg populations and crop yield. *J. Nematol.* 25, 42-49.
- Altieri, M. A. (1999). The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agr. Ecosyst. Environ.* 74, 19-31.
- Altieri, M. A. (2007). Fatal Harvest: Old and New Dimensions of the Ecological Tragedy of Modern Agriculture. In Nemetz, P. N., (Éd.). *Sustainable Resource Management: Reality or Illusion?* (Chap. 7, pp 189-213) (Camberley: Edward Elgar Pub), 445 p.
- Altieri, M. A. et Pengue, W. (2006). GM soybean : Latin America's new coloniser. *Seedling janvier 2006*, 13-17.
- Altieri, M., A. (2000). Modern agriculture: ecological impacts and the possibilities for truly sustainable farming. In *Agroecology in action*. [En ligne] http://nature.berkeley.edu/~miquel-alt/modern_agriculture.html (page consultée le 7 janvier 2013).
- American Soybean Association, ASA (2012). SOYSTAT 2012 – A reference guide to important soybean facts and figures. [En ligne] <http://www.soystats.com/> (Page consultée le 13 mars 2013).
- Anand, S. C. (1992a). Registration of 'Hartwig' soybean. *Crop Sci.* 32, 1069–1070.
- Anand, S. C. (1992b). Registration of 'Delsoy 4710' soybean. *Crop Sci.* 32, 1294.
- Anand, S. C., Matson, K. W. et Sharma, S. B. (1995). Effect of soil temperature and pH on resistance of soybean to *Heterodera glycines*. *J. Nematol.* 27, 478-482.
- Antle, J. M. (2008). Climate change and agriculture: economic impacts. *Choice* 23, 9-11.
- Appel, J. A., Noel, G. R., Edwards, D. I. et Lim, S. M. (1984). Interrelationships of *Septoria glycines*, *Xanthomonas campestris* pv. *glycines* and *Heterodera glycines* on soybeans in Illinois. *Phytopathol.* 74, 873 (résumé).
- Araujo, F. F., Silva, J. F. V. et Araujo, A. S. F. (2002). Influence of *Bacillus subtilis* on the *heterodera glycines* eclosion, orientation and infection in soybean. *Cienc. Rural* 32, 197-203.
- Atlas agroclimatique du Québec (2012). Accueil. [En ligne] <http://dev.agrometeo.org/atlas/index/true> (Page consultée le 18 juillet 2013).
- Avendaño, F., Pierce, F. J., Schabenberger, O. et Melakeberhan, H. (2004). The spatial distribution of soybean cyst nematode in relation with soil texture and soil unit map. *Agron. J.* 96, 181-194.

- Avreny, S., Mauzerall, D. L., Liu, J. et Horowitz, L. W. (2011). Global crop yield reductions due to surface ozone exposure: 2. Year 2030 potential crop production losses and economic damage under two scenarios of O₃ pollution. *Atmos. Environ.* **45**, 2297-2309.
- Back, M. A., Haydock, P. P. J. et Jenkinson, P. (2002). Disease complexes involving plant parasitic nematodes and soilborne pathogens. *Plant Pathol.* **51**, 683-697.
- Bale, J.S., Masters, G.J., Hodkinson, I.D., Awmack, C., Bezemer, T.M., Brown, V.K., Butterfield, J., Buse, A., Coulson, J.C., Farrar, J., Good, J.E., Harrington, R., Hartley, S., Jones, T.H., Lindroth, R.L., Press, M.C., Symrnioudis, I., Watt, A.D. et Whittaker, J.B. (2002). Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Glob. Change Biol.* **8**, 1-16.
- Bao, Y., Neher, D. A. et Chen, S. (2011). Effect of soil disturbance and biocides on nematode communities and extracellular enzyme activity in soybean cyst nematode suppressive soil. *Nematol.* **13**, 687-699.
- Barker, K. R., Hussey, R. S., Krusberg, L. R., Bird, G. W., Dunn, R. A., Ferris, H., Ferris, V. R., Freckman, D. W., Gabriel, C. J., Grewal, P. S., MacGuidwin, A. E., Riddle, D. L., Roberts, P. A. et Schmitt, D. P. (1994). Plant and Soil Nematodes: Societal Impact and Focus for the Future. *J. Nematol.* **26**, 127-137.
- Barron, G. (2004). Battery of gun cells in *Haptoglossa mirabilis*. [En ligne] <http://www.uoquelfh.ca/~gbarron/MISC2004/guncell.htm> (Page consultée le 10 avril 2013).
- Barron, G. (2008). War of the microworlds – How do I kill thee? Let me count the ways ! [En ligne] <http://www.uoquelfh.ca/~gbarron/2008/drechmer.htm> (Page consultée le 28 mars 2013).
- Bekal, S., Niblack, T. L. et Lambert, K. N. (2003). A chorismate mutase from the soybean cyst nematode *Heterodera glycines* shows polymorphisms that correlate with virulence. *Mol. Plant Microbe Interact.* **16**, 439-446.
- Bélanger, G. et Bootsma, A. (2000). Impacts des changements climatiques sur l'agriculture au Québec. [En ligne] <http://www.agrireseau.qc.ca/agroenvironnement/documents/Belanger.pdf> (Page consultée le 15 avril 2013).
- Belanger, G. et Bootsma, A. (2005). Impacts des changements climatiques sur l'agriculture au Québec, 65ème congrès de l'ordre des agronomes du Québec : changements climatiques comprendre pour mieux agir, 20 p.
- Bergeson, G. B. (1972). Concepts of nematode-fungus associations in plant disease complexes: a review. *Exp. Parasitol.* **33**, 301-314.
- Bertrand, J.-P. (2004). L'Avancée fulgurante du complexe soja dans le Mato Grosso : facteurs clés et limites prévisibles. *Tiers Monde* **45**, 567-594.

- Björklund, J., Limburg, K.E. et Rydberg, T. (1999). Impact of production intensity on the ability of the agricultural landscape to generate ecosystem services: an example from Sweden. *Ecol. Econ.* 29, 269-291.
- Boland, G. J., Melzer, M. S., Hopkin, A., Higgins, V. et Nassuth, A. (2004). Climate change and plant disease in Ontario. *Can. J. Plant Pathol.* 26, 335-350.
- Bond, J. et Wrather, J. A. (2004). Interaction with other plant pathogens and pests. *In* Schmitt, D. P., Wrather, J. A. et Riggs, R. D. (Éds). *Biology and management of soybean cyst nematode – Second Edition* (Chapitre 7, p. 111-129). Schmitt and Associates of Marceline: Marceline, 262p.
- Bond, J., Niblack, T. et Shier, N. (2013). The invisible threat – increase soybean yields by managing soybean cyst nematode. [En ligne] http://www.vipsoybeans.org/v4/resources/brochures/SCN_R2013.pdf (Page consultée le 16 juin 2013).
- Bourgeois, G., Boivin, G., Brodeur, J., Firlej, A. et Moiloux, J. (2012). Estimation des températures cardinales associées au taux de développement des insectes. Présentation *Power Point*. Communication Personnelle. *In* Entomologie et Agriculture biologique – de l'écologie à la pratique, 139^{ième} Réunion annuelle de la société d'entomologie du Québec, 1^{er} et 2 novembre 2012. Boucherville : Hôtel Mortagne.
- Bourgeois, G., Bourque, A. et Deaudelin, G. (2004). Modelling the impact of climate change on disease incidence: a bioclimatic challenge. *Can. J. Plant Pathol.* 26, 284-290.
- Bourque, A. et Simonet, G. (2008). Québec. *In* Lemmen, D. S., Warren, F. J., Lacroix, J. et Bush, E. (Éds.) *Vivre avec les changements climatiques au Canada*, édition 2007 (Chap.5, p. 171-226). Gouvernement du Canada : Ottawa. 448 p.
- Boxall, A. B. A., Hardy, A., Beulke, S., Boucard, T., Burgin, L., Falloon, P. D., Haygarth, P. M., Hutchinson, T., Kovats, R. S., Leonardi, G., Levy, L. S., Nichols, G., Parsons, S. A., Potts, L., Stone, D., Topp, E., Turley, D. B., Walsh, K., Wellington, E. M. H., et Williams, R. J. (2009). Impacts of climate change on indirect human exposure to pathogens and chemicals from agriculture. *Environ. Health Perspect.* 117, 508-514.
- Brim, C. A. et Ross, J. P. (1966). Registration of Pickett soybeans. *Crop Sci.* 6, 305.
- Brinkman, R. et Sombroek, W. G. (1996). 3. The effects of global change on soil conditions in relation to plant growth and food production. *In* Bazzaz, F. et Sombroek, W. G. (Éds.) *Global climate change and agricultural production. Direct and indirect effects of changing hydrological, pedological and plant physiological processes*. FAO : Rome et John Wiley & Sons: Chichester.
- Budzen, S., Stephens, P. et Corbin, T. (2013). Rotating source of SCN resistance. [En ligne] <https://www.pioneer.com/home/site/us/agronomy/library/template.CONTENT/guid.37EC9DD4-A662-411F-9EA9-892575BB9C3C> (Page consultée le 18 juillet 2013).
- Burton, J. W. (1997). Soybean (*Glycine max* (L.) Merr.). *Field Crop Res.* 53, 171-186.

- CABI (2013). *Heterodera glycines* (soybean cyst nematode). In Invasive Species Compendium., CAB International : Wallingford. [En ligne] <http://www.cabi.org/isc/?compid=5&dsid=27027&loadmodule=datasheet&page=481&site=144> (Page consultée le 6 mars 2013).
- Cadet, P. et Albergel, J. (1999). Passive transport of phytoparasitic nematodes by runoff water in the Sudano-Sahelian climatic area. *J. Hydrology* 214, 91-102.
- Centurión, F. M., Shimizu, K et Momota, Y. (2004). First record of soybean cyst nematode, *Heterodera glycines* Ichinohe from Paraguay. *Jpn. J. Nematol.* 34, 39-42.
- Chakraborty, S. (2013). Migrate or evolve : options for plant pathogens under climate change. *Glob. Change Biol.* 19, 1-16.
- Chakraborty, S., Tiedemann, A. V. et Teng, P. S. (2000). Climate change: potential impact on plant diseases. *Environ. Pollut.* 108, 317-326.
- Charlson, D. V. et Tylka, G. L. (2003). *Heterodera glycines* cyst components and surface disinfectants affect *H. glycines* hatching. *J. Nematol.* 35, 458-464.
- Chen, S. (2007). Suppression of *Heterodera glycines* in soils from fields with long-term soybean monoculture. *Biocontrol Sci. Technol.* 17, 125-134.
- Chen, S. Y. (2004). Management with biological methods. In Schmitt, D. P., Wrather, J. A. et Riggs, R. D. (Éds). *Biology and management of soybean cyst nematode – Second Edition* (Chapitre 11, p. 207-242). Schmitt and Associates of Marceline: Marceline, 262p.
- Chen, S., MacDonald, D. H., Kurle, J. E. et Reynolds, D. A. (2001). The soybean cyst nematode. University of Minnesota. St-Paul, Minnesota, États-Unis. 8p.
- Cianzio, S. R. (2008). Soybean Breeding Achievements and Challenges. In Kang, M. S. et Priyadarshan, P.M. (Éds) *Breeding Major Food Staples* (Chapitre 9, p. 245-273), John Wiley & Sons : New York, 437 p.
- Colagiero, M. et Ciancio, A. (2011). Climate changes and nematodes: expected effects and perspectives for plant protection. *REDIA* 94, 113-118.
- Colgrove, A. L. et Niblack, T. L. (2008). Correlation of female indices from virulence assays on inbred lines and field populations of *Heterodera glycines*. *J. Nematol.* 40, 39-45.
- Cook, D. E., Lee, T. G., Guo, X., Melito, S., Wang, K., Bailess, A., Wang, J., Hugues, T. J., Willis, D. K., Clemente, T., Diers, B. W., Jiang, J., Hudson, M. E., et Bent, A. F.. (2012). Copy number variation of multiple genes at *rhg1* mediate nematode resistance in soybean. *Science* 338, 1206-1209.
- Cui, X., Chen, X. et Wang, A. (2011). Detection, understanding and control of soybean mosaic virus. In Sudaric, A. (Éd.) *Soybean - molecular aspects of breeding* (Chap. 15, 335-354), InTech, [En ligne] <http://cdn.intechopen.com/pdfs/14940/InTech->

- [Detection understanding and controlof soybean mosaic virus.pdf](#) (Page consultée le 31 janvier 2013).
- d'Arcy-Lameta, A. et Jay, M. (1986). Study of soybean and lentil root exudates. *Plant Soil* 92, 113-123.
- Davis, E. L., Hussey, R. S., Baum, T. J., Bakker, J., Schots, A., Rosso, M.-N. et Abad, P. (2000). Nematode parasitism genes. *Annu. Rev. Phytopathol.* 38, 365-396.
- De Boer, J. M., McDermott, J. P., Wang, X., Maier, T., Qui, F., Hussey, R. S., Davis, E. L. et Baum, T. J. (2002). The use of DNA microarrays for the developmental expression analysis of cDNAs from the oesophageal gland cell region of *Heterodera glycines*. *Mol. Plant Pathol.* 3, 261-270.
- De Wolf, E. et Halbrendt, J. (2004). Field crop disease facts – Soybean cyst nematode. [En ligne] <http://pubs.cas.psu.edu/FreePubs/pdfs/xl0088.pdf> (Page consultée le 12 juin 2013).
- Dohlman, E., Schnepf, R. et Bolling, C. (2001). Soybean production cost and export competitiveness in the United States, Brazil, and Argentina. [En ligne] [http://www.ucema.edu.ar/u/dm/CAPITULO_1/OLEAGINOSOS/Soybeans - Comparative Production Costs and Export Competitiveness.pdf](http://www.ucema.edu.ar/u/dm/CAPITULO_1/OLEAGINOSOS/Soybeans_-_Comparative_Production_Costs_and_Export_Competitiveness.pdf) (Page consultée le 14 mars 2013).
- Dong, L. Q. et Zhang, K. Q. (2006). Microbial control of plant-parasitic nematodes: a five-party interaction. *Plant Soil* 288, 31-45.
- Dorff, E. (2007). Le soya, la culture «bonne à tout faire» de l'agriculture, gagne du terrain dans tous le Canada. *In* Un coup d'œil sur l'agriculture canadienne au catalogue de Statistique Canada. [En ligne] <http://www.statcan.gc.ca/pub/96-325-x/2007000/article/10369-fra.pdf> (Page consultée le 15 janvier 2013).
- Dornbos, D.L., Jr., et Mullen, R.E. (1991). Influence of stress during soybean seed fill on seed weight, germination, and seedling growth rate. *J. Plant Sci.* 71, 373-383.
- Dorrance, A., Meiring, B., Harrison, K., Taylor, N. et Niblack, T. (2012). Fact sheet, Agriculture and Natural Ressources – Soybean cyst nematode. [En ligne] <http://ohioline.osu.edu/ac-fact/pdf/0039.pdf> (Page consultée le 12 juin 2013).
- Doucet, M. E. et Lax, P. (1999). Presence of the nematode *Heterodera glycines* (*Nematoda* : *Tylenchida*) associated with soybean in Argentina. *Nematol.* 1, 213-216.
- Duan, Y.-X., Zheng, Y.-N., Chen, L.-J., Zhou, X.-M., Wang, Y.-Y. et Sun J.-S. (2009). Effects of abiotic environmental factors on soybean cyst nematode. *Agr. Sci. China* 8, 317-325.
- Dukes, J. S. et Mooney, H. A. (1999). Does global changes increase the success of biological invaders? *TREE* 14, 135-139.

- Dwevedi, A. et Kayastha, A. M. (2011). Soybean : a multifaceted legume with enormous economic capabilities. *In* El-Shemy, H (Éd.) Soybean physiology and biochemistry, (Chap.11, p. 165-188). (InTech : Rijeka), 642 p.
- Eastburn, D., Degennaro, M., Delucia, E., Dermody, O. et McElrone, A. (2010). Elevated atmospheric carbon dioxide and ozone alter soybean diseases at SoyFACE. *Glob. Change Biol.* 16, 320–30.
- Easterling, W.E., Aggarwal, P.K., Batima , P., Brander, K.M., Erda , L., Howden , S.M., Kirilenko, A., Morton, J., Soussana, J.-F., Schmidhuber, J. et Tubiello, F.N. (2007). Food, fibre and forest products. *In* Parry, M.L., Canziani, O.F., Palutikof, J.P., Van der Linden, P.J. et Hanson , C.E., (Éds.) Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (chap.5, p.273-313). (Cambridge University Press: Cambridge), 976 p.
- El-Sherif, M. et May, W. F. (1969). Thermotactic Response of Some Plant Parasitic Nematodes. *J. Nematol.* 1, 43-48.
- Endo, B. Y. (1978). Feeding plug formation in soybean roots infected with the soybean cyst nematode. *Phytopathol.* 68, 1022-1031.
- Esser, R. P. (1980). Nematode entry and dispersion by man and animals in Florida nurseries. *Nematol. circular* 60, 1-2.
- European and Mediterranean Plant Protection Organization, EPPO (2008). *Heterodera glycines* – Disgnostics. EPPO Bulletin 38, 379–389.
- FAOSTAT (2011). Top production – world (list) – 2010. [En ligne] <http://faostat.fao.org/site/339/default.aspx> (Page consultée le 9 janvier 2013).
- FAOSTAT (2012a). Résumé 2012 – L'état de l'insécurité alimentaire dans le monde. [En ligne] <http://www.fao.org/docrep/016/i2845f/i2845f00.pdf> (Page consultée le 15 janvier 2013).
- FAOSTAT (2012b). Soybean area harvested (Ha) and production by countries. [En ligne] <http://faostat.fao.org/site/567/DesktopDefault.aspx?PageID=567#ancor> (Page consultée le 16 Janvier 2013).
- FAOSTAT (2013a). Soybean Producer Price (US \$/tonne) (USD) – 1998. [En ligne] <http://faostat.fao.org/site/703/DesktopDefault.aspx?PageID=703#ancor> (Page consultée le 15 mars 2013).
- FAOSTAT (2013b). Top production – world (list) – 2011. [En ligne] <http://faostat.fao.org/site/567/DesktopDefault.aspx?PageID=567#ancor> (Page consultée le 21 janvier 2013).
- Faulkner, L. R. et Bolander, W. J. (1970). Acquisition and distribution of nematodes in irrigation waterways of the Columbia basin in Eastern Washington. *J. Nematol.* 2, 362-367.

- Fauna Europaea (2012). *Heterodera glycines* Ichinohe 1952 – Taxonomic Hierarchy. [En ligne] http://www.faunaeur.org/full_results.php?id=225096 (Page consultée le 5 mars 2013).
- Fédération des producteurs de cultures commerciales du Québec (FPCCQ) (2009). Monographie de l'industrie des grains au Québec. [En ligne] <http://www.fpccq.qc.ca/Files/Monographiegrain2009.pdf> (Page consultée le 28 mai 2013).
- Fehr, W.R. and C.E. Caviness (1971). "Stage of development descriptions for soybeans, *Glycine max* (L.) Merrill". Crop Sci. 11, 929-931.
- Fuhrer, J. (2003). Agroecosystem responses to combinations of elevated CO₂, ozone, and global climate change. Agr. Ecosys. Environ. 97, 1-20.
- Gagnon, A.-È., Arsenault-Labrecque, G., Bourgeois, G., Bourdages, L., Grenier, P. et Roy, M. (2013). Études de cas pour faciliter une gestion efficace des ennemis des cultures dans le contexte d'augmentation des risques phytosanitaires liés aux changements climatiques. Communication personnelle. [En ligne] http://www.ouranos.ca/media/publication/166_RapportRoyM2013.pdf (Page consultée le 05 juin 2013).
- Gagnon, A.-È., Roy, M et Roy, A. (2011). Impacts directs et indirects des changements climatiques sur les ennemis des cultures – Document synthèse. [En ligne] http://www.agrireseau.qc.ca/lab/documents/Revue%20de%20litt%C3%A9rature%20CC_phyto.pdf (Page consultée le 24 janvier 2012).
- Gao, B., Allen, R., Maier, T., Davis, E. L., Baum, T. J. et Hussey, R. S. (2003). The parasitome of the phytonematode *Heterodera glycines*. Mol. Plant. Microbe Interact. 16, 720-726.
- Gao, B., Allen, R., Maier, T., Davis, E. L., Baum, T. J. et Hussey, R. S. (2002a). Identification of a new beta-1,4-endoglucanase gene expressed in the esophageal subventral gland cells of *Heterodera glycines*. J Nematol. 34,12-15.
- Gao, B., Allen, R., Maier, T., Davis, E. L., Baum, T. J. et Hussey, R. S. (2002b). Characterisation and developmental expression of a chitinase gene in *Heterodera glycines*. Int. J. Parasitol. 32, 1293-1300.
- Gao, B., Allen, R., Maier, T., Davis, E. L., Baum, T. J. et Hussey, R. S. (2001a). Molecular characterization and expression of two venom allergen-like protein genes from *Heterodera glycines*. Int. J. Parasitol. 31, 1617-1625.
- Gao, B., Allen, R., Maier, T., Davis, E. L., Baum, T. J. et Hussey, R. S., (2001b). Identification of putative parasitism genes expressed in the esophageal gland cells of the soybean cyst nematode *Heterodera glycines*. Mol. Plant. Microbe Interact. 14, 1247-1254.
- Gervais, A. (2011). Phénologie et modélisation du soja (*Glycine max* L. Merr.). Rapport de stage. Université de Sherbrooke, Sherbrooke.

- Ghini, R., Hamada, E. et Bettiol, W. (2008). Climate change and plant disease. *Sci. Agri. (Piracicaba, Braz.)* 65, 98-107.
- Gibson, L. et Benson, G. (2005). Origin, History, and Uses of Soybean (*Glycine max*). Cours d'Agronomy 212. Université de l'état d'Iowa, Iowa city. [En ligne] http://www.agron.iastate.edu/courses/agron212/Readings/Soy_history.htm (Page consultée le 10 janvier 2013).
- Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat, GIEC (2007): Résumé à l'intention des décideurs. In Solomon, S., D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K.B. Averyt, M. Tignor et H.L. Miller (éds.). Changements climatiques 2007 : Les éléments scientifiques. Contribution du Groupe de travail I au quatrième Rapport d'évaluation du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat. Cambridge University Press: Cambridge, 18p.
- Giesler, L. J. (2011). Bacterial disease of soybean. In Neb Guide of University of Nebraska. [En ligne] <http://ianrpubs.unl.edu/epublic/live/q2058/build/q2058.pdf> (Page consultée le 31 janvier 2013).
- Goeheen, S. C., Campbell, J. A. et Donald, P. (2013). Nutritional requirements of soybean cyst nematodes. [En ligne] http://cdn.intechopen.com/pdfs/42515/InTech-Nutritional_requirements_of_soybean_cyst_nematodes.pdf (Page consultée le 06 avril 2013).
- Goellner, M., Wang, X. et Davis, E. L. (2001). Endo-beta-1,4-glucanase expression in compatible plant-nematode interactions. *Plant Cell* 13, 2241-2255.
- Gortari, M. C. et Hours, R. A. (2008). Fungal chitinases and their biological role in the antagonism onto nematode eggs. A review. *Mycol. Progress* 7, 221-238.
- Gourd, T. R., Schmitt, D. P. et Barker, K. R. (1993). Penetration rate by second-stage juveniles of *Meloidogyne* spp. and *Heterodera glycines* into soybean roots. *J. Nematol.* 25, 38-41.
- Gouvernement du Québec (2005). Les régions administratives du Québec. [En ligne] <http://www.cdpnq.gouv.qc.ca/images/RegionsA.jpg> (Page consultée le 29 mai 2013).
- Graziano Da Silva, J. (2012). Tackling the root causes of high food prices and hunger. In le site du Fond International de Développement Agricole (FIDA). <http://www.ifad.org/media/press/2012/foodprices.htm> [En ligne] (Page consultée le 23 janvier 2012).
- Gregory, P.J., Johnson, S. N., Newton, A. C. et Ingram, J. S. I. (2009). Integrating pests and pathogens into the climate change/food security debate. *J. Exp. Bot.* 60, 2827-2838.
- Grewal, P. S. et Jagdale, G. B. (2002). Enhanced trehalose accumulation and desiccation survival of entomopathogenic nematodes through cold preacclimation. *Biocontrol Sci. Techn.* 12, 533-545.

- Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat, GIEC (2007). Bilan 2007 des changements climatiques. *In* Contribution des Groupes de travail I, II et III au quatrième Rapport d'évaluation du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat. GIEC : Genève, Suisse, 103 p.
- Grundler, F. M. W. (1996). Engineering resistance against plant-parasitic nematodes. *Field Crops Res.* 45, 99-109.
- Gunduz, I., Buss, G. R., Chen, P. et Tolin, S. A. (2004). Genetic and phenotypic analysis of Soybean mosaic virus resistance in PI 88788 soybean. *Phytopathol.* 94, 687-692.
- Haegeman, A., Mantelin, S., Jones, J. T. et Gheysen, G. (2012). Functional roles of effectors of plant-parasitic nematodes. *Gene* 492, 19-31.
- Hartman, G. L., West, E. D. et Herman, T. K. (2011). Crops that feed the world 2. Soybean – worldwide production, use, and constraints caused by pathogens and pests. *Food Sec.* 3, 5-17.
- Hartman, G.L. et Hill, C. B. (2010). Diseases in soybean and their management. *In* Singh, G. (Ed.) *The soybean: botany, production and uses* (chap.13, p.276-299.), 494 p. CABI [En ligne] <http://lib.mylibrary.com?ID=266289> (Page consultée le 24 janvier 2013).
- Hartwig, E. E. et Epps, J. M. (1978). Registration of Bedford soy-beans. *Crop Sci.* 18, 915.
- Hartwig, E. E. et Young, L. D. (1990). Registration of 'Cordell' soybean. *Crop Sci.* 30, 231.
- Hartwig, E. E. Ghini, R., Hamada, E. et Bettiol, W. (2008). Climate change and plant diseases. *Sci. Agric. (Piracicaba, Braz.)* 65, 98-107.
- Heatherly, L. G. et Young, L. D. (1991). Soybean and soybean cyst nematode response to soil water content in loam and clay soil. *Crop Sci.* 31, 191-196.
- Heatherly, L. G., Young, L. D., Epps, J. M. et Hartwig, E. E. (1982). Effect of upper-profile soil water potential on number of cyst of *Heterodera glycines* on soybeans. *Crop Sci.* 22, 833-835.
- Hill, N. S. et Schmitt, D. P. (1989). Influence of temperature and soybean phenology on dormancy induction of *Heterodera glycines*. *J. Nematol.* 21, 361-369.
- Horrigan, L., Lawrence, R. S. et Walker, P. (2002). How sustainable agriculture can address the environmental and human health harms of industrial agriculture. *Environ. Health Persp.* 110, 445-456.
- Hughes, T. J., Kurtzweil, N. C., Diers, B. W. et Grau, C. R. (2004). Resistance to brown stem rot in soybean germplasm with resistance to the soybean cyst nematode. *Plant Dis.* 88, 761-768.
- Hussey, R. S. (1989). Disease-inducing secretions of plant-parasitic nematodes. *Annu. Rev. Phytopathol.* 27, 123-141.

- Hussey, R. S., Davis, E. L. et Baum, T. J. (2002). Secrets in secretions: genes that control nematode parasitism of plants. *Braz. J. Plant Physiol.* 14,183-194.
- Hymowitz, T. (1970). On the domestication of the soybean. *In* Contribution from the Crop Evolution Laboratory, Department of Agronomy. University of Illinois. Urbana-Champaign, Illinois. P. 408-421.
- Inagaki, H. et Tsutsumi, M. (1971). Survival of the soybean cyst nematode, *Heterodera glycines* Ichinohe (Tylenchida: Heteroderidae) under certain storing conditions. *Appl. Entomol. Zool.* 6,156-162.
- Index Mundi (2013). Soybeans monthly price - US dollars per metric ton. [En ligne] <http://www.indexmundi.com/commodities/?commodity=soybeans&months=240> (Page consultée le 15 mars 2013).
- Institut de la statistique du Québec (ISQ) (2003). Estimations révisées des superficies et de la production de soya, par région administrative, 1998-2002. *In* Tableau statistiques. [En ligne] http://www.stat.gouv.qc.ca/donstat/econm_finnc/filr_bioal/culture/culture/am119re3.htm (Page consultée le 28 mai 2013).
- Institut de la statistique du Québec (ISQ) (2013a). Superficie des grandes cultures, rendement à l'hectare et production, par région administrative, Québec, 2012. *In* Tableau statistiques. [En ligne] http://www.stat.gouv.qc.ca/donstat/econm_finnc/filr_bioal/culture/culture/gc_2012.htm (Page consultée le 28 mai 2013).
- Institut de la statistique du Québec (ISQ) (2013b). Superficie des grandes cultures, rendement à l'hectare et production, Saguenay-Lac-Saint-Jean et Côte-Nord, 2009-2013. [En ligne] http://www.stat.gouv.qc.ca/regions/profils/profil02/struct_econo/agriculture/cultures02.htm (Page consultée le 27 août 2013).
- Institut de recherche et de développement en agroenvironnement, IRDA (2008). Les grands groupes de sol dominants du Québec méridional. [En ligne] http://www.irda.qc.ca/ftbFiles/documents%20sur%20les%20sols/Carte4_grand-groupe.pdf (Page consultée le 10 juin 2013).
- Ishibashi, N., Kondo, E., Muraoka, M. et Yokoo, T. (1973). Ecological significance of dormancy in plant parasitic nematodes – I. Ecological difference between eggs in gelatinous matrix and cyst of *Heterodera glycines* Ichinohe (Tylenchida : Heteroderidae). *Appl. Entomol. Zool.* 8, 53-63.
- Ithal, N., Recknor, J., Nettleton, D., Hearne, L., Maier, T., Baum, T. J. et Mitchum, M. G. (2007). Parallel genome-wide expression profiling of host and pathogen during soybean cyst nematode infection of soybean. *Mol. Plant. Microbe Interact.* 20, 293-305.
- Jacobsen, B.J., Edwards, D.F., Noel, G.R. et Shurtleff, M.C. (2000) The soybean cyst nematode problem. Report on Plant Disease, University of Illinois Cooperative

- Extension Service, No. 501. [En ligne] <http://web.aces.uiuc.edu/vista/501.pdf> (Page consultée le 11 mars 2013).
- Jancovicy, J.-M. (2003). L'effet de serre, quel rapport avec le trou dans la couche d'ozone ? [En ligne] <http://www.manicore.com/documentation/serre/ozone.html> (Page consultée le 25 janvier 2013).
- Jasmer, D. B., Goverse, A. et Smant, G. (2003). Parasitic nematode interactions with mammals and plants. *Annu. Rev. Phytopathol.* 41, 245–270.
- Jones, F. G. W. et Thomasson, A. J. (1976). Bulk density as an indicator of pore space in soils usable by nematodes. *Nematologica* 22, 133-37.
- Jones, F. G. W., Larbey, D. W. et Parrott, D. M. (1969). The influence of soil structure and moisture on nematode, especially *Xiphinema*, *Longidorus*, *Trichodorus* and *Heterodera* spp. *Soil Biol. Biochem.* 1, 153-165.
- Jungclaus, JH., Keenlyside, N. et Botzet, M. (2006) Ocean circulation and tropical variability in the coupled model ECHAM5/MPI-OM, *Journal of Climate*, 19, 3952-3972.
- Juroszek, P. et Von Tiedemann, A. (2013). Plant pathogens, insect pests and weeds in a changing global climate: a review of approaches, challenges, research gaps, key studies and concepts. *J. Agr. Sci* 151, 163-188.
- Kaitany, R., Melakeberhan, H., Bird, G. W. et Safir, G. (2000). Association of phytophthora sojae with heterodera glycines and nutrient stressed soybeans. *Nematropica* 30, 193-199.
- Kakani, V.G., Reddy, K. R., Zhao, D. et Sailaja, K. (2003). Field crop responses to ultraviolet-B radiation: a review. *Agr. Forest Meteorol.* 120, 191-218.
- Kerry, B. R. (2000). Rhizosphere interactions and the exploitation of microbial agents for the biological control of plant-parasitic nematodes. *Annu. Rev. Phytopathol.* 38, 423-441.
- Klink, V. P., Matsye, P. D., Lawrence, K. S. et Lawrence, G. W. (2013). Engineered Soybean Cyst Nematode Resistance. *In* El-Shemy, H. A. (Éd.) *Soybean - Pest Resistance* (Chap. 6, p.139-172.). *In Tech.* 280 p.
- Koenning, S. (2000). Management of Soybean Cyst Nematode - Soybean Disease Information Note 1. [En ligne] <http://www.ces.ncsu.edu/depts/pp/notes/Soybean/soy001/soy001.htm> (Page consultée le 20 janvier 2013).
- Koenning, S. R. (2004). Population biology. *In* Schmitt, D. P., Wrather, J. A. et Riggs, R. D. (Éds). *Biology and management of soybean cyst nematode – Second Edition* (Chapitre 5, p. 73-88). Schmitt and Associates of Marceline: Marceline, 262p.
- Koenning, S. R. (2007). Southern United States soybean disease loss estimates for 2006. *P. S. Soybean Dis. Work.* 34, 1-6.

- Koenning, S. R. et Baker, K. R. (1995). Soybean photosynthesis and yield as influenced by *Heterodera glycines*, soil type and irrigation. *J. Nematol.* 27, 51-62.
- Koenning, S. R., et Wrather, J. A. (2010). Suppression of soybean yield potential in the continental United States by plant diseases from 2006 to 2009. *Plant Health Progress* [En ligne] <http://www.plantmanagementnetwork.org/pub/php/research/2010/yield/> (Page consultée le 12 mars 2013).
- Koenning, S. R., Schmitt, D. P. et Barker, K. R. (1996). Soybean maturity group and planting date effect on seed yield and population densities of *Heterodera glycines*. *Fundam. Appl. Nematol.* 19, 135-142.
- Koti, S., Reddy, K. R., Kakani, V. G., Zhao, D. et Gao, W. (2007). Effects of carbon dioxide, temperature and ultraviolet-B radiation and their interactions on soybean (*Glycine max* L.) growth and development. *Environ. Ex. Bot.* 60, 1-10.
- Kristjansson, G. (2010). Evaluation of import pathways for the soybean cyst nematode (*Heterodera glycines* Ichinohe) – Pest Risk Assessment # 09-59. Plant Health Risk Assessment Unit of the Science Advice Division. Canadian Food Inspection Agency : Ottawa. 45p.
- Labrie, G. (2010). Synthèse de la littérature scientifique sur le puceron du soya, *Aphis glycines* Matsumura. [En ligne] http://www.agrireseau.gc.ca/grandescultures/documents/Synthese%20litterature%20Opucsoya_Labrie_Final.pdf (Page consultée le 22 janvier 2013).
- Lal, R. et Lal, A (2005). Phytosanitary importance of *Heterodera glycines* for South-east Asian. *Bulletin OEPP* 35, 531-536.
- Lauritis, J. A., Rebois, R. V. et Graney, L. S. (1983). Development of *Heterodera glycines* Ichinohe on soybean, *Glycine max* (L.) Merr., under gnotobiotic conditions. *J. Nematol.* 15, 272-281.
- Lax, P. et Doucet, M. E. (2001). *Heterodera glycines* Ichinohe, 1952 (*Nematoda: Tylenchida*) from Argentina. 2. Morphological and morphometrical characterisation of males. *Nematology* 3, 543-549.
- Lee, C., Chronis, D., Kenning, C., Peret, B., Hewezi, T., Davis, E. L., Baum, T. J., Hussey, R., Bennett, M., Mitchum, M. G. (2011). The novel cyst nematode effector protein 19C07 interacts with the Arabidopsis auxin influx transporter LAX3 to control feeding site development. *Plant Physiol.* 155, 866-880.
- Lehman, P. S. (1994). Dissemination of phytoparasitic nematodes. *Nematol. circular* 208, 1-4.
- Lewis, K. et Witham, C. (2012). Agricultural commodities and climate change. *Clim. Policy* 12, 53-61.

- Lilley, C. J., Goodchild, S. A., Atkinson, H. J. et Urwin, P. E. (2005). Cloning and characterisation of a *Heterodera glycines* aminopeptidase cDNA. *Int. J. Parasitol.* 35, 1577-1585.
- Lima, L. M., Grossi-de-Sa, M. F., Pereira, R. A. et Curtis, R. H. C. (2005). Immunolocalisation of secreted-excreted products of *Meloidogyne spp.* using polyclonal and monoclonal antibodies. *Fitopatol. bras.* 30, 629-633.
- Lozano, J. et Smant, G. (2011). Survival of plant parasitic-nematodes inside the host. In Perry, R. N. et Wharton, D. A. (Eds). *Molecular and Physiological Basis of Nematode Survival* (Chap.2, p. 28-65.). CABI Publishing: Wallingford, 320 p.
- Luck, J., Spackman, M., Freeman, A., Trębicki, P., Griffiths, W., Finlay, K. et Chakraborty, S. (2011). Climate change and diseases of food crops. *Plant Pathol.* 60,113-121.
- MacGuidwin, A. (2004). Variation among Wisconsin SCN population. [En ligne] <http://www.soils.wisc.edu/extension/wcmc/2004proceedings/Macguidwin.pdf> (Page consultée le 12 juin 2013).
- Mack, R. N., Simberloff, D., Lonsdale, W. M., Evans, H., Clout, M. et Bazzaz, F. A. (2000). Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecol. Appl.* 10, 689-710.
- Mactode Publication (2009). *Geraldus bakeri* (The Moss Nematode), Contributions of N.A. Cobb, *Heterodera glycines* J2 (Soybean Cyst), *Caenorhabditis elegans* (Round Worm), *Ditylenchus dipsaci* (Stem and Bulb), *Bursaphelenchus xylophilus* (Pinewood). [En ligne] <http://www.mactode.com/page3/page3.html> (Page consultée le 6 mars 2013).
- Maggenti, A. R. (1981). Nematodes : development as plant parasites. *Ann. Rev. Microbiol.* 35, 135-154.
- Masamuni T, M Anatai, M Takasugi, N Katsui. 1982. Isolation of a natural hatching stimulus, glycinoeclepin A, for the soybean cyst nematode. *Nature* 297, 495-496.
- Masler, E. P., Zasada, I. A. et Sardanelli, S. (2008). Hatching behavior in *Heterodera glycines* in response to low temperature. *Comp. Parasitol.* 75, 76-81.
- Masuda, T. et Goldsmith, P. D. (2009). World soybean production: area harvested, yield, and long-term projections. *Int. Food Agribus. Man. Rev.* 12, 143-158.
- Mateille, T. (1994). Biologie de la relation plante-nématodes : perturbations physiologiques et mécanismes de défense des plantes. *Nematologica* 40, 276-311.
- Matson, P. A., Parton, W. J., Power, A. G. et Swift, M. J. (1997). Agricultural intensification and ecosystem properties. *Sciences* 277, 504-508.
- Matsumura, K. et Sugimoto, K. (2011). Future global soybean yield projections. *Energ. Environ. Res.* 1, 111-123.

- Mazarei, M., Puthoff, D. P., Hart, J. K., Rodermel, S. R. et Baum T. J. (2002). Identification and characterization of a soybean ethylene-responsive element-binding protein gene whose mRNA expression changes during soybean cyst nematode infection. *Mol. Plant Microbe Interact.* 15, 577-586.
- Mazzola, M. (2002). Mechanisms of natural soil suppressiveness to soilborne diseases. *A. Van Leeuw.* 81, 557-564.
- Mazzola, M. (2007). Manipulation of rhizosphere bacterial communities to induce suppressive soils. *J. Nematol.* 39, 213–220.
- Mbega, E. R. et Nzogela, Y. B. (2012). Strategies used by plant parasitic nematodes to conquer the host. *J. Animal Plant Sci.* 14, 1848-1854.
- McCarville, M. T. O'Neal, M., Tylka, G. L., Kanobe, C. et MacIntosh, G. C. (2012). A nematode, fungus, and aphid interact via a shared host plant: implications for soybean management. *Entomol. Exp. Appl.* 143, 55-66.
- McLean, K. S. et Lawrence, G. W. (1995). Development of *Heterodera glycines* as affected by *Fusarium solani*, the causal agent of sudden death syndrome of soybean. *J. Nematol.* 27, 70-77.
- McSorley, R. (2003). Adaptations of nematodes to environmental extremes. *Fla. Entomol.* 86, 138-142.
- Melton, T. A., Jacobsen, B. J. et Noel, G. R. (1986). Effect of temperature on development of *Heterodera glycines* on *Glycine max* and *Phaseolus vulgaris*. *J. Nematol.* 18, 468-474.
- Melugin Coakley, S., Sherm, H. et Chakraborty, S. (1999). Climate change and plant disease management. *Annu. Rev. Phytopathol.* 37, 399-426.
- Meyer, S. L. F., Huettel, R. N., Liu, X. Z., Humber, R. A., Juba, J. et Nitao, J. K. (2004). Activity of fungal culture filtrates against soybean cyst nematode and root-knot nematode egg hatch and juvenile motility. *Nematology* 6, 23-32.
- Ministère de l'agriculture, des pêches et de l'alimentation du Québec, MAPAQ (2011). Le nématode à kyste du soya. [En ligne] http://www.mapaq.gouv.qc.ca/SiteCollectionDocuments/Regions/Monteregie-Ouest/Journee_grandes_cultures_2011/6_decembre_2011/Perspectives_en_grandes_cultures/15h25_Le_nematode_a_kyste_du_soya_G_Belair.pdf (Page consultée le 8 mars 2013).
- Ministère de l'éducation nationale (s. d.). La dynamique des masses atmosphériques – La circulation atmosphérique générale – Carte mondiale des vents de surface. [En ligne] <http://eduscol.education.fr/obter/applimed/circula/theme/atmo322.htm> (Page consultée le 06 juin 2013).
- Mock, V. A., Creech, J. E., Johnson, B., Faghihi, J., Ferris, V. R., Westphal, A. et Bradley, K. (2007). Winter annual weeds and soybean cyst nematode management with a guide

- for identifying known weed hosts. Purdue Extension University. [En ligne] <http://www.extension.purdue.edu/extmedia/ws/ws-36.pdf> (Page consultée le 16 juillet 2013).
- Monson, M. et Schmitt, D. P. (2004). Economics. *In* Schmitt, D. P., Wrather, J. A. et Riggs, R. D. (Éds). *Biology and management of soybean cyst nematode – Second Edition* (Chapitre 3, p. 41-53). Schmitt and Associates of Marceline: Marceline, 262p.
- Morgan, P. B., Ainsworth, E. A. et Long, S. P. (2003). How does elevated ozone impact soybean ? A meta-analysis of photosynthesis, growth and yield. *Plant Cell Environ.* 26, 1317-1328.
- Morrison, J. (2009). Soybean cyst nematode. [En ligne] <http://web.extension.illinois.edu/state/newsdetail.cfm?NewsID=12877> (Page consultée le 12 juin 2013).
- Munger, P., Bleiholder, H., Hack, H., Hess, M., Stauss, R., Van Den Boom, T. et Weber, E. (1997). Phenological growth stages of the soybean plant (*Glycine max* (L.) Merr.) – Codification and description according to the general BBCH scale – with figures. *J. Agron. Crop Sci.* 179, 209 - 217.
- National Agricultural Pest Information System, NAPIS (2013). Survey Status of Soybean Cyst Nematode (SCN) - *Heterodera glycines* (All years). [En ligne] <http://pest.ceris.purdue.edu/map.php?code=NEFBCBA#> (Page consultée le 7 mars 2013).
- National Oceanic and Atmospheric Administration, NOAA (2013). CO₂ Annual mean – data. [En ligne] ftp://ftp.cmdl.noaa.gov/ccg/co2/trends/co2_annmean_gl.txt (Page consultée le 12 juillet 2013).
- Niblack, T. L. (2005). Soybean cyst nematode management reconsidered. *Plant Dis.* 89, 1020-1026.
- Niblack, T. L. et Chen, S. Y. (2004). Cropping systems. *In* Schmitt, D. P., Wrather, J. A. et Riggs, R. D. (Éds). *Biology and management of soybean cyst nematode – Second Edition* (Chapitre 2, p. 9-40). Schmitt and Associates of Marceline: Marceline, 262p.
- Niblack, T. L. et Riggs, R. D. (2004). Variation in virulence phenotypes. *In* Schmitt, D. P., Wrather, J. A. et Riggs, R. D. (Éds). *Biology and management of soybean cyst nematode – Second Edition* (Chapitre 4, p. 57-71). Schmitt and Associates of Marceline: Marceline, 262p.
- Niblack, T. L. et Tylka, G. L. (2012). SCN management guide 5th Edition. [En ligne] http://www.ncsrp.com/pdf_doc/SCN_Management.pdf (Page consultée le 17 juin 2013).
- Niblack, T. L., Arelli, P. R., Noel, G. R., Opperman, C. H., Orf, J. H., Schmitt, D. P., Shannon, J. G. et Tylka, G. L. (2002). A revised classification scheme for genetically diverse populations of *Heterodera glycines*. *J. Nematol.* 34, 279-288.

- Niblack, T. L., Lambert, K. N. et Tylka, G. L. (2006). A model plant pathogen from the kingdom animalia : *Heterodera glycines*, the soybean cyst nematode. *Annu. Rev. Phytopathol.* 44, 283-303.
- Niblack, T. L., Tylka, G. L., Arelli, P., Bond, J., Diers, B., Donald, P., Faghihi, J., Ferris, V. R., Gallo, K., Heinz, R. D., Lopez-Nicora, H., Qualen, R. V., Welacky, T. et Wilcox, J. (2009). A Standard Greenhouse Method for Assessing Soybean Cyst Nematode Resistance in Soybean: SCE08 (Standardized Cyst Evaluation 2008). *Plant Health Progress*. [En ligne] <http://www.plantmanagementnetwork.org/pub/php/review/2009/sce08/> (Page consultée le 11 mai 2013).
- Niblack, T.L., Colgrove, A. L., Colgrove, A. et Bond, J. P. (2008). Shift in Virulence of Soybean Cyst Nematode is Associated with Use of Resistance from PI 88788. *Plant Health Progress*. [En ligne] <http://www.plantmanagementnetwork.org/pub/php/research/2008/virulence/> (Page consultée le 11 mars 2013).
- Nickell, C. D., Noel, G. R., Bernard, R. L., Thomas, D. J. et Frey, K. (1994a). Registration of soybean germplasm line 'LN89-5699' resistant to soybean cyst nematode. *Crop Sci.* 34, 1133-1134.
- Nickell, C. D., Noel, G. R., Bernard, R. L., Thomas, D. J. et Pracht, J. (1994b). Registration of soybean germplasm line 'LN89-5612' moderately resistant to soybean cyst nematode. *Crop Sci.* 34, 1134.
- Noel, G. R. (2004). Soybean response to infection. *In* Schmitt, D. P., Wrather, J. A. et Riggs, R. D. (Éds). *Biology and management of soybean cyst nematode – Second Edition* (Chapitre 8, p. 131-151). Schmitt and Associates of Marceline: Marceline, 262p.
- Noel, G. R., Atibalentja, N. et Bauer, S. J. (2010). Suppression of *Heterodera glycines* in a soybean field artificially infested with *Pasteuria nishizawae*. *Nematropica* 40, 41-52.
- North Central Soybean Research Program, NCRSP et l'Ontario Soybean Growers Program (2009). Soybean cyst nematode management : understanding how management actions influence nematode populations. [En ligne] http://www.planthealth.info/pdf_docs/SCN_mgmt_NCSRP.pdf (Page consultée le 24 juin 2013).
- Nye, P. H. (1981). Change of pH across the rhizosphere induced by roots. *Plant soil* 61, 7-26.
- O'Neal, M. E. et Jonhson, K. D. (2010). Insect pest of soybean and their management. *In* Singh, G. (Ed.) *The soybean: botany, production and uses* (chap.14, p.300-324.), 494 p. CABI [En ligne] <http://lib.myilibrary.com?ID=266289> (Page consultée le 24 janvier 2013).
- Oerke, E. C. (2006). Crop losses to pests. *J. Agricul. Sci* 144, 31-43.

- Okada, T. (1972). Hatching inhibitory factor in the cyst contents of the soybean cyst nematode, *Heterodera glycines* Ichinohe (Tylenchida : Heteroderidae). Appl. Ent. Zool. 7, 99-102.
- Ontario Ministry of Agriculture and Food, OMAFRA (2011a). Does early planting along with long maturing varieties increase soybean yield ? [En ligne] <http://www.omafra.gov.on.ca/english/crops/field/news/croptalf/2011/ct-0311a4.htm> (Page consultée le 29 août 2013).
- Ontario Ministry of Agriculture and Food, OMAFRA (2011b). Soybean Cyst Nematode (*Heterodera glycines*). In Diseases of Field Crops: Soybean Diseases. [En ligne] <http://www.omafra.gov.on.ca/english/crops/pub811/14soybean.htm> (Page consultée le 04 juin 2014).
- Ontario Soybean and Canola Comitee, OSACC (2013). Ontario Soybean Variety Trials – data collected 2010-2012. [En ligne] http://www.gosoy.ca/OSVT_2012_Report.php (Page consultée le 15 juillet 2013).
- Orf, J. (2007). SCN resistant genes and breeding strategies : an academic perspective. [En ligne] <http://www.soybeans.umn.edu/pdfs/2007/scnsummit/JamesOrf.pdf> (Page consultée le 18 juillet 2013).
- Orf, J. (2013). Breeding for SCN resistance in the north. [En ligne] http://soybase.org/meeting_presentations/soybean_breeders_workshop/SBW_2013/presentations/13SBW_tues_Orf.pdf (Page consultée le 18 juillet 2013).
- Organisation Européenne et Méditerranéenne pour la Protection des Plantes, OEMPP (2008). Diagnostic – *Heterodera glycines*. EPPO Bulletin 38, 379-389.
- Organisation Européenne et Méditerranéenne pour la Protection des Plantes, OEMPP (2009a). Fiche informative sur les organismes recommandés pour réglementation – *Heterodera glycines*. EPPO Bulletin 39, 59-61.
- Organisation Européenne et Méditerranéenne pour la Protection des Plantes, OEMPP (2009b). Systèmes de lutte nationaux réglementaires - *Heterodera glycines*: procédures pour la lutte officielle. [En ligne] [http://archives.eppo.int/EPPOStandards/PM9_NATREG/pm9-06\(1\)-f_HETDGL.pdf](http://archives.eppo.int/EPPOStandards/PM9_NATREG/pm9-06(1)-f_HETDGL.pdf) (Page consultée le 10 mars 2013).
- Ouranos - Consortium sur la climatologie régionale et l'adaptation aux changements climatique – Groupe simulations climatiques(2011). Description du Modèle régional canadien du climat (MRCC) et ses différentes versions. [En ligne] <http://www.ouranos.ca/fr/programmation-scientifique/science-du-climat/simulations-climatiques/MRCC/crcm.html> (Page consultée le 26 août 2013).
- Overstreet, C. et McGawlay, E. C. (1988). Influence of *Calonectria crotalariae* on reproduction of *Heterodera glycines* on soybean. J. Nematol. 22, 496-505.
- Overstreet, C., McGawlay, E. C. et Russin, J. S. (1990). Interactions between *Calonectria crotalariae* and *Heterodera glycines* on soybean. Photosynthetica 20, 405-410.

- Oyekanmi, E. O. et Fawole, B. (2010). Nematodes of Soybean and Their Management. In Singh, G. (Ed.) The soybean: botany, production and uses (chap.15, p.325-343.), 494 p. CABI [En ligne] <http://lib.mylibrary.com?ID=266289> (Page consultée le 10 mars 2013).
- Papademetriou, M. K. et Bone, I. W. (1983). Chemotaxis of larval soybean cyst nematode, *Heterodera glycines* Race 3, to root leachates and ions. J. Chem. Ecol. 9, p. 387-396.
- Park, J, Finn, J., Cooke, R., Lawson, C. et Truslove, L. (2012). Monoculture. In cours d'Environmental challenges in farm management. Département d'Agriculture, Policies and Development, Université de Reading, Reading (Berkshire), Angleterre. [En ligne] <http://www.ecifm.rdg.ac.uk/monoculture.htm> (Page consultée le 8 janvier 2013).
- Parke, J. L. (1996). Biological Control Of Plant Pathogens. [En ligne] <http://www.entomology.wisc.edu/mbcn/fea303.html> (Page consultée le 10 avril 2013).
- Patel, N., Hamamouch, N., Li, C. Y., Hewezi, T., Hussey, R. S., Baum, T. J., Mitchum, M. G. et Davis, E. L. (2010). A nematode effector protein similar to annexins in host plants. J. Exp. Bot. 61, 235-248.
- Patterson, D. T., Westbrook, J. K., Joyce, R. J. V., Lingren, P. D et Rogasik, J. (1999). Weeds, insects, and diseases. Clim. Change 43, 711-727.
- Patzoldt, M. E., Grau, C. R., Stephens, P. A., Kurtzweil, N. C., Carlson, S. R. et Diers, B. W. (2005). Localization of a quantitative trait locus providing brown stem rot resistance in the soybean cultivar Bell. Crop Sci. 45, 1241–1248.
- Pautasso, M., Döring, T. F., Garbelotto, M., Pellis, L. et Jeger, M. J. (2012). Impacts of climate change on plant diseases - opinions and trends. Eur. J. Plant. Pathol. [En ligne] <http://orgprints.org/21902/1/2012.Pautasso%20et%20al.EJPP.pdf> (Page consultée le 15 avril 2013).
- Perrin, H. (2008). Hymne au charançon. Insectes 148, 11-13.
- Perry, R. N. (1989). Dormancy and hatching of nematode eggs. Parasitol. Today 5, 377-383.
- Perry, R. N. (1996). Chemoreception in plant parasitic nematodes. Annu. Rev. Phytopathol. 34, 181-199.
- Perry, R. N. et Moens, M. (2011). Survival of parasitic nematode outside the host. In Perry, R. N. et Wharton, D. A. (Éds.) Molecular and Physiological Basis of Nematode Survival (Chap.1, p. 1-27.). CABI Publishing: Wallingford, 320 p.
- Phibbs, A., Barta, A. et Lueloff, S. (2012). Wisconsin pest survey report – 2012 soybean cyst nematode survey. [En ligne] <http://pestsurvey.wi.gov/plantdisease/pdf/soybean/2012StatusOfSoybeanCystNematodeInWisconsin.pdf> (Page consultée le 12 juin 2013).

- Pimentel, D, Zuniga, R et Morrison, D. (2005). Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecol. Econ.* 52, 273-288.
- Porter, J.H., Parry, M.L. et Carter, T.R. (1991). The potential effects of climatic change on agricultural insect pests. *Agric. Forest Meteorol.* 57, 221-240.
- Prior, S. A. et Rogers, H. H. (1995). Soybean growth response to water supply and atmospheric carbon dioxide enrichment. *J. Plant Nutr.* 18, 617-636.
- Prot, J.-C. (1980). Migration of plant-parasitic nematodes toward plant roots. *Revue Nématol.* 3, 305-318.
- Prot, J.-C. (1986). Contribution à l'étude des migrations dans le sol des juvéniles de second stade des nématodes du genre *Meloidogyne*. Thèse de doctorat. Université de Paris-Sud, Centre d'Orsay, France. 165 p.
- Qian, B., Gregorich, E. G., Gameda, S., Hopkins, D. W. et Wang, X. L. (2011). Observed soil temperature trends associated with climate change in Canada. *J. Geophys. Res.* 116, 1-16.
- Qiu, L.-J. et Chang, R.-Z. (2010). The origin and history of soybean. In Singh, G. (Ed.) *The soybean: botany, production and uses* (chap.1, p.1-23.), 494 p. CABI [En ligne] <http://lib.mylibrary.com?ID=266289> (Page consultée le 24 janvier 2013).
- Raghuvanshi, R. S. et Bisht, K. (2010). Uses of soybean : products and preparations. In Singh, G. (Ed.) *The soybean: botany, production and uses* (chap.18, p.404-426.), 494 p. CABI [En ligne] <http://lib.mylibrary.com?ID=266289> (Page consultée le 24 janvier 2013).
- Rao Arelli, A. P., Wilcox, J. A., Myers, O. Jr. et Gibson, P. T. (1997). Soybean germplasm resistant to races 1 and 2 of *Heterodera glycines*. *Crop. Sci.* 37, 1367-1369.
- Rasmann, S., Ali, J. G., Helder, J. et van der Putten, W. H. (2012). Ecology and Evolution of Soil Nematode Chemotaxis. *J. Chem. Ecol.* 38, 615–628.
- Raupach, M. R., Marland, G., Ciais, P., Le Quéré, C., Canadell, J. G., Klepper, K. et Field, C. B. (2007). Global and regional drivers of accelerating CO₂ emissions. [En ligne] <http://www.pnas.org/content/104/24/10288.full.pdf+html> (Page consultée le 22 août 2013).
- Reilly, J., Paltsev, S, Felzer, B., Wang, X., Kicklighter, D., Melillo, J., Prin, R., Sarofim, M., Sokolov, A et Wang, C (2007). Global economic effects of changes in crops, pasture, and forest due to changing climate, carbon dioxide and ozone. *Energ. Policy* 35, 5370-5383.
- Réseau Canadien des scénarios de changements climatiques, RCMSCC (2013). Carte de scénarios – Précipitations totales. [En ligne] <http://www.cccsn.ec.gc.ca/?page=viz-maps> (Page consultée le 22 mai 2013).

- Riggs, R. D. (1977). Worldwide distribution of soybean-cyst nematode and its economic importance. *J. Nematol.* 9, 34-39.
- Riggs, R. D. (2004). History and distribution. *In* Schmitt, D. P., Wrather, J. A. et Riggs, R. D. (Éds). *Biology and management of soybean cyst nematode – Second Edition* (Chapitre 2, p. 9-40). Schmitt and Associates of Marceline: Marceline, 262p.
- Riggs, R. D. et Schmitt, D.P. (1988). Complete characterization of the race scheme for *Heterodera glycines*. *J. Nematol.* 20, 392-395.
- Riggs, R. D., Niblack, T. L., Kinloch, R. A., MacGuidwin, A. E., Mauromoustakos, A. et Rakes, L. (2001). Overwinter population dynamics of *Heterodera glycines*. *J. Nematol.* 33, 219-226.
- Rioux, S. (2003). 222. Glycine max L Merr. *In* Noms des maladies des plantes au Canada. 4^e édition. (Société de protection des plantes du Québec, SPPQ : Québec), pp.102-103.
- Robbins, R. T., Oliver, L. R. et Mueller, A. J. (1990). Interaction among a nematode (*Heterodera glycines*), an insect, and three weeds in soybean. *Suppl. J. Nematol.* 22, 729-734.
- Robertson, W. M. et Forrest, J. M. S. (1989). Factors involved in host recognition by plant-parasitic nematodes. *Aspects Appl. Biol.* 22,129-133.
- Robinson, A. F. (2002). Soil and plant interactions impact on plant-parasitic nematode host finding and recognition. *In* Lewis, E. E., Cambell, J. F. et Sukhdeo, M. V. K. (Éds). *The behavioral ecology of parasites*. CAB international (chap. 15, pp. 89-110). 384 p.
- Rogers, H. H., Peterson, C. M., McCrimmon, J. N. et Cure, J. D. (1992). Response of plant roots to elevated atmospheric carbon dioxide. *Plant Cell Environ.* 15, 749-752.
- Rosenzweig, C., Iglesias, A., Yang, X. B., Epstein, P. R. et Chivian, E. (2001). Climate change and extreme weather events Implications for food production, plant dis. *Pests. Global Change & Human Health* 2, 90-104.
- Ross, J. P. (1964). Effect of soil temperature on development of *Heterodera glycines* in soybean roots. *Phytopathol.* 54, 1228-1231.
- Roy, K. W., Lawrence, G. W., Hodges, H. H., McLean, K. S. et Killebrew, J. F. (1989). Sudden death syndrome of soybean: *Fusarium solani* as incitant relation of *Heterodera glycines* to disease severity. *Phytopathol.* 79, 191-197.
- Russin, J. S. , Layton, M. B., Boethel, D. J., McGawley, E. C., Snow, J. P. et Berggren, G. T. (1989). Development of *Heterodera glycines* on soybean damaged by soybean looper and stem canker. *J. Nematol.* 21, 108-114.
- Ruttan, V. W. (2002). Productivity growth in world agriculture – Sources and constraints. *J. Econ. Perspect.* 16, 161-184. Singh et Shivakumar, 2010. The role of soybean in

- agriculture. *In* Singh, G. (Ed.) The soybean: botany, production and uses, 494 p. (chap.2, p.24-47.)).
- Salas-Media, D., Chauvin, F., Déqué, M., Douville, H., Gueremy, J.-F., Chauvin, F., Planton, S., Royer, J.-F. et Tyteca, S. (2005) : Description and validation of the CNRM-CM3 global coupled model, CNRM, Tech. Rep. 103.
- Savelle, T., Kennedy, C. et Flanders, F. (2006). History of american agriculture. Conférence donnée à la Georgia Agricultural Education Office, février 2006. [En ligne] www.gaaged.org/Browseable_Folders/Power_Points/General%2520Agriculture/History_of_American_Agriculture_Savelle_Kennedy_FF_2006.ppt (Page consultée le 10 janvier 2013).
- Scherin, H. (2004). Climate change: can we predict the impacts on plant pathology and pest management? *Can. J. Plant Pathol.* 26, 267-273.
- Schlenker, W. et Roberts, M. (2009). Nonlinear temperature effects indicate severe damages to U.S. crop yield under climate change. *PNAS* 37, 15594-15598.
- Schmitt, D. P. (2004). Introduction. *In* Schmitt, D. P., Wrather, J. A. et Riggs, R. D. (Éds). Biology and management of soybean cyst nematode – Second Edition (Chapitre 1, p. 1-8). Schmitt and Associates of Marceline: Marceline, 262p.
- Schroeder, N. E. et MacGuidwin, A. E. (2009). Behavioural quiescence reduces the penetration and toxicity of exogenous compounds in second-stage juveniles of *Heterodera glycines*. *Nematol.* 12, 277-287.
- Scinocca, J.F., McFarlane, N.A., Lazare, M., Li, J. et Plummer, D. (2008) Technical Note : The CCCma third generation AGCM and its extension into the middle atmosphere. *Atmospheric Chemistry and Physics*, 8, 7055-7074.
- Seneviratne, S. I., Corti, T., Davin, E. L., Hirschi, M., Jaeger, E. B., Lehner, I., Orlowsky, B. et Teuling, A. J. (2010). Investigating soil moisture–climate interactions in a changing climate: A review. *Earth-Sci. Rev.* 99, 125-161.
- Shannon, J. G., Arelli, P. R. et Young, L. D. (2004). Breeding for resistance and tolerance. *In* Schmitt, D. P. Wrather, J. A. et Riggs, R. D. (Éds.). Biology and management of soybean cyst nematode, Second edition. Schmitt and associated : Marceline, 259 p.
- Sharma, S. B. et Sharma, R. (1998). Hatch and emergence. *In* Sharma, S. B. (Éds.). The cyst nematode (Chap. 8, p.191-216). Kluwer academic publishers: Dordrecht, 440 p.
- Shipton, P. J. (1977). Monoculture and soilborne plant pathogens. *Ann. Rev. Phytopathol.* 15, 387-407.
- Shurtleff, W et Aoyagi, A (2010). History of soybean and soyfood in Australia, New Zealand and Oceania (1770 – 2010): extensively annotated. [En ligne] <http://www.soyinfocenter.com/pdf/138/Ocea2.pdf> (Page consultée le 18 janvier 2013).

- Shurtleff, W et Aoyagi, A. (2007a). History of soybean and soyfoods in China – part 1. *In* History of Soybeans and Soyfoods: 1100 B.C. to the 1980s, manuscrit non publié. [En ligne] <http://www.soyinfocenter.com/HSS/china1.php> (Page consultée le 15 janvier 2013).
- Shurtleff, W et Aoyagi, A. (2007b). History of soybean and soyfoods in latin America and around the world – part 1. *In* History of Soybeans and Soyfoods: 1100 B.C. to the 1980s, manuscrit non publié. [En ligne] http://www.soyinfocenter.com/HSS/latin_america1.php (Page consultée le 15 janvier 2013).
- Shurtleff, W et Aoyagi, A. (2007c). History of world soybean production and trade – part 1. *In* History of Soybeans and Soyfoods: 1100 B.C. to the 1980s, manuscrit non publié. [En ligne] http://www.soyinfocenter.com/HSS/production_and_trade1.php (Page consultée le 15 janvier 2013).
- Shurtleff, W et Aoyagi, A. (2009). History of soybean and soyfood in Africa (1857 – 2009): extensively annotated. [En ligne] <http://www.soyinfocenter.com/pdf/134/Afri.pdf> (Page consultée le 16 janvier 2013).
- Sijmons, P.C., Atkinson, H. J. et Wyss, U. (1994). Parasitic strategies of root nematodes and associated host cell responses. *Annu. Rev. Phytopathol.* 32, 235-259.
- Sikora, E. J. et Noel, G. R. (1996). Hatch and Emergence of *Heterodera glycines* in Root Leachate from Resistant and Susceptible Soybean Cultivars. *J. Nematol.* 28, 501-509.
- Sikora, R. A. et Hoffmann-Hergarten, S. (1993). Pest management: Biologically-based technologies. *In* Proceedings of Beltsville Symposium XVIII. Agricultural Research Service, USDA, Beltsville, MD, P. 166-172.
- Sikora, R. A., Greco, N. et Velosa-Silva, J. F. (2005). Nematode parasites of food legumes. *In* Luc, M., Sikora, R.A et Bridge, J. (Éds). Plant parasitic nematodes in subtropical and tropical agriculture, 2^{ème} Édition. (Chap. 8, p.259-318). 896 p. CABI[Enligne] <http://www.cabi.org/CABeBooks/default.aspx?site=107&page=45&LoadModule=PDFHier&BookID=246> (Page consultée le 10 mars 2013).
- Sindhu, A. S., Maier, T. R., Mitchum, M. G., Hussey, R. S., Davis, E. L. et Baum, T. J. (2009). Effective and specific in planta RNAi in cyst nematodes: expression interference of four parasitism genes reduces parasitic success. *J. Exp. Bot.* 60, 315-324.
- Singh, B., El Maayar, M., André, P., Thouez, J.-P., Bryant, C. et Provençal, D. (1996). Influence d'un changement climatique dû à une hausse de gaz à effet de serre sur l'agriculture au Québec, *Atmos. Ocean* 34, 379-399.
- Sionit, N., Strain, B. R. et Flint, E. P. (1987). Interaction of temperature and CO₂ enrichment on soybean: Growth and dry matter partitioning. *Can. J. Plant Sci.* 67, 59–67.

- Slack, D. A. et Hamblen, M. L. (1961). The effect of various factors on larval emergence from cysts of *Heterodera glycines*. *Phytopathology* 51, 350-355
- Slack, D. A., Riggs, R. D. et Hamblen, M. L. (1972). The effect of temperature and moisture on the survival of *Heterodera glycines* in the absence of a host. *J. Nematol.* 4, 263-266.
- Smith, J. R. et Chavarria-Carvajal, J. A. (1999). First Report of Soybean Cyst Nematode (*Heterodera glycines*) on Soybean in Puerto Rico. *Plant Dis.* 83, p.591.
- Sobczak, M. et Golinowski, W. (2008). Structure of Cyst Nematode Feeding Sites. Cell biology of plant nematode parasitism. *Plant Cell Monographs* volume 15 (chap. 6, 153-187). Springer-Verlag : Berlin.
- Sommerville, R. I. et Davey, K. G. (2002). Diapause in parasitic nematodes : a review. *Can. J. Zool.* 80, 1817-1840.
- SOYSTAT (2012). U.S. Soybean Prices Paid to Farmers 1986-2011. [En ligne] http://www.soystats.com/2012/page_10.htm (Page consultée le 15 mars 2013).
- Stanton, J. M. et Stirling, G. R. (1997). Nematodes as plant parasites. In Brown, J. F. et Ogle, H. J. (Éds). *Plants pathogens and plant diseases* (Chap. 8, pp. 127-143). Rockvale Publication : Armidale, 571 p.
- Statistique Canada (2006). Le soya au Canada : pourcentage de la superficie en soya par rapport à la superficie en culture, 2006. [En ligne] <http://www.statcan.gc.ca/pub/96-325-x/2007000/m/4272888-fra.pdf> (Page consultée le 29 mai 2013).
- Statistique Canada (2012). Données sur les exploitations et exploitants agricoles – Faits saillants. [En ligne] <http://www.statcan.gc.ca/pub/95-640-x/2012002/prov/24-fra.htm> (Page consultée le 11 janvier 2013).
- Statistique Canada (2013). Recettes monétaires agricoles – Tableau 002-0001. In CANSIM. [En ligne] <http://www5.statcan.gc.ca/cansim/a26> (Page consultée le 29 mai 2013).
- Streck, N. A. (2005). Climate change and agroecosystems : the effect of elevated atmospheric CO₂ and temperature on crop growth, development, and yield. *Ciência Rural* 35, 730-740.
- Strilchuk, D (2006). Profil de la culture du soja au Canada. In Programme de réduction des risques liés aux pesticides – Centre de la lutte antiparasitaire – Agriculture et Agroalimentaire Canada. [En ligne] http://www4.agr.gc.ca/resources/prod/doc/prog/prrp/pdf/soy_f.pdf (Page consultée le 21 janvier 2013).
- Subbotin S.A., Mundo-Ocampo M. & Baldwin J.G. (2010). Description and diagnosis of *Heterodera* species - 29. *Heterodera glycines* Ichinohe, 1952. *Systematics of Cyst Nematodes* (Nematoda: Heteroderinae). *Nematol. Monogr. Perspect.* 8, Part B, 195-204.

- Sugawara, K., Kobayashi, K. et Ogoshi, A. (1997). Influence of the soybean cyst nematode (*Heterodera glycines*) on the incidence of brown stem rot in soybean and adzuki bean. *Soil Biol. Biochem.* 29, 1491-1498.
- Syngenta (2011). Guide des semences 2011 – un réel pas en avant en matière d'innovation. [En ligne] http://www.agrocentre.qc.ca/fr/pdf/NK_syngenta_fr_seedguide_2011.pdf (Page consultée le 11 janvier 2013).
- Tanha Maafi, Z., Salati, M. et Riggs, R. D. (2008). Distribution, population density, race and type determination of soybean cyst nematode, *Heterodera glycines*, in Iran. *Nematol.* 10, 919-924.
- TargetMap (2012). 2010 world soybean production. [En ligne] <http://www.targetmap.com/viewer.aspx?reportId=17618> (Page consultée le 15 janvier 2013).
- Taylor, R. D. et Koo, W. W. (2011). 2011 outlook of the U.S. and world corn and soybean industries, 2010-2020. *Agribusiness & Applied Economics Report* 682. [En ligne] <http://ageconsearch.umn.edu/bitstream/115564/2/AAE682.pdf> (Page consultée le 13 mars 2013).
- Tefft, P. M. et Bone, L. W. (1985). Plant-induced hatching of eggs of the soybean cyst nematode *Heterodera glycines*. *J. Nematol.* 17, 275-279.
- The American Soybean Association, ASA (2012). Soy Stats – World statistics. [En ligne] <http://www.soystats.com/2012/Default-frames.htm> (page consultée le 9 janvier 2013).
- Thoenes, P. (2011). Perspectives de l'alimentation – Le marché des graines oléagineuses en bref. [En ligne] http://www.fao.org/fileadmin/templates/est/COMM_MARKETS_MONITORING/Oilcrops/Documents/Food_outlook_oilseeds/FO_FRE_NOV11.pdf (Page consultée le 20 janvier 2013).
- Thuzar, M., Puteh, A. B., Abdullah, N. A. P., Lassim, M. B. M. et Jusoff, K. (2010). The effects of temperature stress on the quality and yield of soya Bean [(*Glycine max* L.) Merrill.]. *J. Agr. Sci.* 2, 172-179.
- Tian, H. et Riggs, R. D. (2000). Effects of Rhizobacteria on Soybean Cyst Nematode, *Heterodera glycines*. *J. Nematol.* 32, 377–388.
- Tilman, D. (1999). Global environmental impacts of agricultural expansion: the need for sustainable and efficient practices. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 96, 5995-6000.
- Timper, P. (2011). Utilization of Biological Control for Managing Plant-Parasitic Nematodes. In Davies, K. et Spiegel, Y. (Éds.). *Biological control of plant-parasitic nematodes: building coherence between microbial ecology and molecular mechanisms. (Progress in biological control)* (Chap. 11, p.259-288). Springer: Berlin, 324 p.

- Todd, T. C. et Jardine, D. J. (1993). Nematodes: Management Guidelines for Kansas Crops. [En ligne] <http://nematode.unl.edu/extpubs/nemakan.htm> (page consultée le 11 mars 2013).
- Tonneson, L. (2007). Red River Valley faces SNC threat. *The Farmer July 2007*, 4.
- Tylka, G. (2005). Now's the time to scout for soybean cyst nematode. [En ligne] <http://www.ipm.iastate.edu/ipm/icm/2005/6-27/scn.html> (Page consultée le 11 mars 2013).
- Tylka, G. L. (1995). Plant pathology – Soybean cyst nematode. [En ligne] <http://www.extension.iastate.edu/Publications/PM879.pdf> (Page consultée le 1^{er} juillet 2013).
- Tylka, G. L. (1998). Conference proceedings – Soybean cyst nematode : picking your pockets. [En ligne] <http://www.plantpath.iastate.edu/tylkalab/node/92> (Page consultée le 28 juin 2013).
- Tylka, G. L. (2008). Soybean cyst nematode in the Midwest: current status and future directions. <http://www.agry.purdue.edu/CCA/2008/Proceedings/Tylka.pdf> [En ligne] (Page consultée le 25 juin 2013).
- Tylka, G. L. (2011). The facts – Manage SCN for better yields. Préparé pour l'Iowa Soybean Association et le Plant Health Initiative. [En ligne] http://www.planthealth.info/pdf_docs/SCN2011_ISA.pdf (Page consultée le 24 juin 2013).
- United Nation Environment Program, UNEP (2002). Executive Summary. Final of UNEP/WMO Scientific Assessment of Ozone Depletion: 2002. Prepared by the Scientific Assessment Panel of the Montreal Protocol on Substances that Deplete the Ozone Layer. UNEP, Nairobi [En ligne] http://ozone.unep.org/Assessment_Panels/SAP/ExecutiveSummary_SAP_2010.pdf (Page consultée le 31 janvier 2013)
- United State Department of Agriculture – National Agricultural Statistics Service, USDA-NASS (2013). Soybean statistics for 2012. [En ligne] http://www.nass.usda.gov/Quick_Stats/Lite/result.php?76A2E518-4549-34B7-8B7B-CE865747F58B (Page consultée le 18 juin 2013).
- Université de la Saskatchewan (s.d.). Soil of Canada - Soil order map of Canada. [En ligne] http://www.soilsofcanada.ca/images/Soil_Order_map.jpg (Page consultée le 10 juin 2013).
- University of Illinois (2000). Report on plant disease No. 501 - The soybean cyst nematode problem. Department of crop sciences. [En ligne] http://web.aces.uiuc.edu/vista/pdf_pubs/501.pdf (Page consultée le 24 juin 2013).
- University of Illinois Extension (2013). University of Illinois Plant Clinic. [En ligne] <http://web.extension.illinois.edu/plantclinic/> (Page consultée le 26 juin 2013).
- Van Gundy, S. D. (1965). Factor in survival of nematodes. *Annu. Rev. Phytopathol.* 3, 43-68.

- Viglierchio, D. R. (1990). The impact of nematode adaptability on the prospect for their control. *Rev. Nématol.* 13, 3-9.
- Viglierchio, D. R. et Brown, S. M. (1989). In vitro testing for non fumigant nematicide resistance in *Heterodera schachtii*. *Rev. Nématol.* 12, 139-143.
- Von Mende, N. (1997). Invasion and migration behavior of sedentary nematodes. *In* Fenoll, C., Grundler, F. M. W. et Ohi, S. S. A. (Éds.) *Cellular and Molecular Aspects of Plant-Nematode Interactions* (Chap. 3, 51-64). Kluwer Academic Publication : Dordrecht, 286 p.
- Walther, G.-R., A. Roques, P. E. Hulme, M. T. Sykes, P. Pyšek, I. Kühn, M. Zobel, S. Bacher, Z. Botta-Duát, H. Bugmann, B. Czúcz, J. Dauber, T. Hickler, V. Jarošík, M. Kenis, S. Klotz, D. Minchin, M. Moora, W. Nentwig, J. Ott, V. E. Panov, B. Reineking, C. Robinet, V. Semchenko, W. Solarz, W. Thuiller, M. Vilá, K. Vohland, and J. Settele (2009). Alien species in a warmer world: risks and opportunities. *Trends Ecol. Evol.* 24, 686-693.
- Wang, J., Donald, P. A., Niblack, T., Bird, G. W., Faghihi, J., Ferris, J. M., Jardine, D. J., Lipps, P. E., MacGuidwin, A. E., Melakeberhan, H., Noel, G. R., Pierson, P., Riedel, R. M., Sellers, P. R., Stienstra, W. C., Tylka, G. L., Wheeler, T. A. et Wysong, D. S. (2000). Soybean cyst nematode reproduction in the North Central States. *Plant Dis.* 84, 77-82.
- Wang, J., Niblack, T. L., Tremain, J. A., Wiebold, W. J., Tylka, G. L., Marett, C. C., Noel, G. R., Myers O. et Schmidt, M. E. (2003). Soybean cyst nematode reduce yield without causing obvious aboveground symptoms. *Plant Dis.* 87, 623-628.
- Wang, J., Replogle, A., Wang, X., Davis, E. L. et Mitchum, M. G. (2006). Functional analysis of nematode secreted CLAVATA3/ESR (CLE)-like peptides of the genus *Heterodera*. *Phytopathol.* 96, S120-S121.
- Wang, X., Allen, R., Ding, X. F., Goellner, M., Maier, T., de Boer, J. M., Baum, T. J., Hussey, R. S. et Davis, E. L. (2001). Signal peptide-selection of cDNA cloned directly from the esophageal gland cells of the soybean cyst nematode *Heterodera glycines*. *Mol. Plant. Microbe Interact.* 14, 536-544.
- Wang, X., Meyers, D., Yan, Y., Baum, T., Smant, G., Hussey, R. S. et Davis, E. L. (1999) In planta localization of a β -1,4-endoglucanase secreted by *Heterodera glycines*. *Mol. Plant Microbe Interact.* 12, 64-67.
- Watanabe, M. (2006). Anhydrobiosis in invertebrates. *Appl. Entomol. Zool.* 41, 15–31.
- Weber, D. E., Reinert, R. A. et Barker, K. R. (1979). Ozone and sulphur dioxide effects on reproduction and host-parasite relationships of selected plant-parasitic nematodes. *Phytopathol.* 69, 624-628.
- Westphal, A. (2005). Detection and description of soils with specific nematode suppressiveness. *J. Nematol.* 37, 121-130.

- Westphal, A. et Xing, L. (2011). Soil suppressiveness against the disease complex of the soybean cyst nematode and the sudden death syndrome of soybean. *Phytopathol.* 101, 878-886.
- Westphal, M. I., Browne, M., Mackinnon, K. et Noble, I. (2008). The link between international trade and the global distribution of invasive alien species. *Biol. Invasion* 10, 391-398.
- Whalther, Roques, A., Hulme, P. E., Sykes, M. T., Pyšek, P., Kühn, I., Zobel, M., Sven, B., Bacher, S., Botta-Dukát, Z., Bugmann, H., Czu ́cz, B., Dauber, J., Hickler, T., Jarošík, V., Kenis, M., Klotz, S., Minchin, D., Moora, M., Nentwig, W., Ott, J., Panov, V. E., Reineking, B., Robinet, C., Semenchenko, V., Solarz, W., Thuiller, W., Vilà, M., Vohland, K. et Settele, J. (2009). Alien species in a warmer world: risks and opportunities. *Trends Ecol. Evol.* 24, 686-693.
- Wharton, D. A. (2011). Cold tolerance. In Perry, R. N. et Wharton, D. A. (Éds.) *Molecular and Physiological Basis of Nematode Survival* (Chap.8, p. 182-204.). CABI Publishing: Wallingford, 320 p.
- Williamson, V. M. et Gleason, C. A. (2003). Plant–nematode interactions. *Curr. Opin. Plant Biol.* 6, 327-333.
- Williamson, V. M. et Hussey, R. S. (1996). Nematode pathogenesis and resistance in plant. *Plant Cell* 8, 1735-1745.
- Winter, S. M., Rajcan, I. et Shelp, B. J. (2006). Soybean cyst nematode: challenges and opportunities. *Can. J. Plant Sci.* 86, 25-32.
- Wrather, J. A. et Koenning, S. R. (2006). Estimates of disease effects on soybean yields in the United States 2003 to 2005. *J. Nematol.* 38, 173-180.
- Wrather, J. A. et Koenning, S. R. (2009). Effects of diseases on soybean yields in the United States 1996 to 2007. *Plant Health Progress*. [En ligne] <http://www.plantmanagementnetwork.org/pub/php/research/2009/yields/> (Page consultée le 12 mars 2013).
- Wrather, J. A. et Koenning, S. R. (2012). Effect of Diseases on Soybean Yields in the United States, 1996-2010. [En ligne] <http://aes.missouri.edu/delta/research/soyloss.stm> (Page consultée le 13 mars 2013).
- Wrather, J. A. et Mitchum, M. (2010). Soybean Cyst Nematode: Diagnosis and Management. [En ligne] <http://extension.missouri.edu/publications/DisplayPub.aspx?P=g4450> (Page consultée le 14 mars 2013).
- Wrather, J. A., Anderson, T R., Arsyad, D. M., Tan, Y., Ploper, L. D., Porta-Puglia, A., Ram, H. H. et Yorinori, J. T. (2001a). Soybean disease loss estimates for the top ten soybean-producing countries in 1998. *Can. J. Plant Pathol.* 23, 115-121.

- Wrather, J. A., Anderson, T. R., Arsyad, D. M., Gai, J., Ploper, L. D., Porta-Puglia, A., Ram, H.H. et Yorinori, J. T. (1997). Soybean disease loss estimates for the top 10 soybean producing countries in 1994. *Plant Dis.* 81, 107-110.
- Wrather, J. A., Chambers, A. Y., Fox, J. A., Moore, W. F. et Sciumbato, G. L. (1995). Soybean Disease Loss Estimates for the Southern United States, 1974 to 1994. *Plant Dis.* 79, 1076-1079.
- Wrather, J. A., Koenning, S. R. et Anderson, T. R. (2003). Effects of diseases on soybean yield in the United States and Ontario (1999-2002). *Plant Health Progress*. [En ligne] <http://plantmanagementnetwork.org/pub/php/review/2003/soybean/wrather.pdf> (Page consultée le 24 janvier 2013).
- Wrather, J. A., Shannon, G., Balardin, R., Carregal, L., Escobar, R., Gupta, G. K., Ma, Z., Morel, W., Ploper, D. et Tenuta, A. (2010). Effect of diseases on soybean yield in the top eight producing countries in 2006. *Plant Health Progress*. [En ligne] <http://www.plantmanagementnetwork.org/pub/php/research/2010/loss/> (Page consultée le 13 mars 2013).
- Wrather, J. A., Stenstra, W. C. et Koenning, S. R. (2001b). Soybean disease loss estimates for the United States from 1996 to 1998. *Can. J. Plant Pathol.* 23, 122-131.
- Wu, H., Wang, Z., Li, X. et Liu, J. (2011). Temporal-spatial population density of *Heterodera glycines* in soybean roots during the early growth stage. *Nematol.* 13, 79-86.
- Yan, Y., Smant, G. et Davis, E. (2001). Functional screening yields a new beta – 1,4 - endoglucanase gene from *Heterodera glycines* that may be the product of recent gene duplication. *Mol. Plant Microbe Interact.* 14, 63-71.
- YCharts (2013). US Soybean Price (per mt) Historical Data. [En ligne] http://ycharts.com/indicators/us_soybean_price_world_bank (Page consultée le 20 janvier 2013).
- Yen, J. H., Niblack, T. L. et Wiebold, W. J. (1995). Dormancy of *Heterodera glycines* in Missouri. *J. Nematol.* 27, 153-163.
- Young, L. D. (1996). Yield loss in soybean caused by *Heterodera glycines*. *J. Nematol.* 28, 604-607.
- Young, L. D. (1998). Managing soybean resistance to *Heterodera glycines*. *Suppl. J. Nematol.* 30 (4S), 525-529.
- Young, L. D. et Heatherly, L. G. (1988). Soybean cyst nematode on soybean grown at controlled soil water potential. *Crop Sci.* 28, p.543-545.
- Yu, Q. (2011). Soybean Cyst Nematode (*Heterodera glycines* Ichinohe). In El-Shemy, H (Éd.) *Soybean physiology and biochemistry*, (Chap. 22, p. 461-474). (InTech : Rijeka), 488p.
- Zasada, I. A. et Tenuta, M. (2005). Chemical-mediated toxicity of N-Viro Soil to *Heterodera glycines* in Missouri. *J. Nematol.* 36, 297-302.

- Zhang, Q. Y., Li, Z. L., Han, B. J., Zhou, K. Q., Zhang, X. Y., Hashemi, M. et Liu, X. B. (2013). Immediate responses of cyst nematode, soil-borne pathogens and soybean yield to one-season crop disturbance after continuous soybean in northeast China. *Int. J. Plant Prod.* 7, 341-354.
- Ziska, L. H. (2000). The impact of elevated CO₂ on yield loss from a C3 and C4 weed in field-grown soybean. *Global Change Biol.* 6, 899–905.
- Ziska, L. H. et Bunce, J. A. (1995). Growth and photosynthetic response of three soybean cultivars to simultaneous increases in growth temperature and CO₂. *Physiol. Plantarum* 94, 575-584.
- Ziska, L. H. et Bunce, J. A. (1997). The role of temperature in determining the stimulation of CO₂ assimilation at elevated carbon dioxide concentration in soybean seedling. *Physiol. Plant* 100, 126-132.
- Ziska, L. H., Bunce, J. A. et Caulfield, F. (1998). Intraspecific variation in seed yield of soybean (*Glycine max*) in response to increased atmospheric dioxide. *Aust. J. Plant Physiol.* 25, 801-807.

ANNEXE 1

Différentiation phénotypique des populations d'*Heterodera glycines*

A.1 Différenciation phénotypique des populations d'*Heterodera glycines*

Un des modes de gestion des NKS repose sur l'optimisation du choix des cultivars résistants. Pour ce faire, on a besoin de connaître certaines caractéristiques telles que le niveau de résistance du cultivar, le potentiel de rendement, la densité de NKS dans le champ et surtout le profil de la virulence de la population.

En 1970, Golden *et al.* ont développé une méthode, reposant sur le phénotype permettant d'identifier les « races » de *H. glycines* à l'aide d'un cultivar et de trois lignées indicatrices ou *plants introduction* (PI) possédant les gènes de résistances connues à l'époque (cv. Pickett (lié à Peking), Peking (PI 548402), PI 88788 et PI 90763) et du susceptible, cv. Lee (Golden *et al.*, 1970 cités dans Niblack *et al.*, 2002, Niblack *et al.*, 2006 et Riggs et Schmitt, 1988). Grâce à cette méthode, ils ont pu subdiviser les populations selon quatre « races » distinctes en calculant le *Female Index* (FI) sur chaque lignée indicatrice et sur le cultivar susceptible :

$$\text{Female Index (FI)} = \left(\frac{C_R}{C_S} \right) * 100 \quad (\text{Éq. A.1.1})$$

Le FI représente le pourcentage du nombre moyen de femelles qui se sont développées sur les lignées indicatrices (C_R) divisé par le nombre de femelles qui se sont développées sur le cultivar susceptible (C_S) (Niblack *et al.*, 2002). Ce calcul s'interprète ainsi : on considérera que la population détient le potentiel de se maintenir en vie sur chaque lignée indicatrice résistante ayant obtenu un FI supérieur à 10 % et on lui attribuera une « race ».

Plus tard, en 1988, Riggs et Schmitt ont décidé d'y ajouter les autres « races » (5 à 16) en effectuant toutes les combinaisons possibles (Tableau A.1.1).

A.1.1 « Races » de NKS selon la classification de Riggs et Schmitt, 1988 *.

Lignées Indicatrices	Race															
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Pickett	-	+	-	+	+	+	-	-	+	+	-	-	-	+	+	-
Peking	-	+	-	+	-	-	-	-	+	-	+	+	+	+	-	+
PI 88788	+	+	-	+	+	-	+	-	-	-	+	-	-	-	+	+
PI 90763	-	-	-	+	-	-	+	+	-	+	-	+	-	+	+	+

* - = cultivar résistant (FI ≤ 10%, le nombre de femelles qui se reproduisent sur la lignée indicatrice est ≤ que celui sur le cv. Lee susceptible); + = cultivar susceptible (FI > 10% sur lignée indicatrice que sur cv. Lee).

Cependant, puisque le cv. Pickett tirait sa résistance au NKS de Peking (PI 548402), il semblait improbable qu'une population puisse se développer sur ce dernier, mais pas sur Pickett. Ainsi, l'existence des « races » 11, 12, 13 et 16 constituait un non-sens.

À cause de nombreuses incohérences causées par l'utilisation de cette méthode de classification, en 2002, Niblack *et al.*, l'ont modifié et ont créé une nouvelle méthodologie permettant de normaliser les procédures et d'obtenir une définition plus précise de la diversité de la virulence pour chaque population évaluée, et ce, en fonction du phénotype. Ils ont nommé ce test «*HG type test*» en utilisant «*HG*» pour signifier *Heterodera glycines* et «*type*» pour éviter la confusion de nature taxonomique qu'impliquait le terme «*race*» dans le système précédent (Niblack *et al.*, 2002; Niblack et Riggs, 2004). À la différence du système antérieur, le *HG Type test* sépare les populations de NKS en fonction des phénotypes puisque l'on ne connaît ni les marqueurs génétiques, ni les marqueurs biochimiques responsables des génotypes individuels (Niblack et Riggs, 2004; Niblack *et al.*, 2006). En outre, le cv. Pickett a été éliminé puisqu'il puisait sa résistance de PI 548402 (Peking) (Niblack *et al.*, 2002). De plus, le cultivar «Lee» a été remplacé par le cv. Lee 74, car il était plus stable et compatible avec différents projets de recherche (Niblack *et al.*, 2002). Ainsi, en 2002, sept lignées indicatrices couramment utilisées dans le développement de cultivars ont été retenues pour le «*HG Type test*» (Tableau A.1.2).

A.1.2 Sept lignées indicatrices différenciant les populations de NKS.

Numéro	Lignée indicatrice	Groupe de maturité	Références
1	PI 548402 (Peking)	IV	Brim et Ross, 1966.
2	PI 88788	III	Hartwig et Epps, 1978.
3	PI 90763	IV	Hartwig et Young, 1990.
4	PI 437654	III	Anand, 1992a.
5	PI 209332 (similaire à PI 88788 et PI 548316)	IV	Anand, 1992b.
6	PI 89772 (similaire à PI 548402)	IV	Nickell <i>et al.</i> , 1994a.
7	PI 548316 (Cloud)	III	Nickell <i>et al.</i> , 1994b.

Traduit et modifié de Niblack *et al.* (2002), p.281 et Niblack (2005), p.1024.

L'utilisation des sept lignées indicatrices (tableau A.1.2) offre la possibilité d'adapter le «*HG Type test*» aux réalités locales (sources de résistances disponibles) et d'y ajouter de nouvelles lignées indicatrices (nouvelles sources de résistance), au fur et à mesure qu'elles seront découvertes (Niblack *et al.*, 2002; Niblack *et al.*, 2006). C'est maintenant sur la base de ces sept lignées indicatrices (tableau A.1.2) que le calcul (Éq. A.1.1) du FI s'effectue et que le type HG de chaque population est déterminé. De plus, dorénavant, on considérera que si le FI < 10%, le cultivar est résistant; si le FI > 10% et < 30%, le cultivar est modérément résistant; si le FI > 30% et < 60 %, le cultivar est modérément susceptible; si le FI > 60%, le cultivar est susceptible (Niblack *et al.*, 2009).

ANNEXE 2
Principales protéines produites par les glandes œsophagiennes du NKS
et liées au parasitisme

A.2. Principales protéines produites par les glandes œsophagiennes du NKS et liées au parasitisme.

Effecteurs	Catégorie	Fonctions possibles	Références
Aminopeptidase	Digestion	Dégradation des protéines.	Lilley <i>et al.</i> , 2005.
Cathepsine / protéases à cystéine.			Gao <i>et al.</i> , 2001b.
Protéase aspartyle (<i>aspartyl protease</i>).			Gao <i>et al.</i> , 2001b.
β -1,4 endoglucanase cellulase - GHF5.	Dégradation des parois cellulaires.	Dégradation de la cellulose et autres protéines.	Yan <i>et al.</i> , 2001 et Gao <i>et al.</i> , 2002a.
Protéine de liaison de la cellulose.		Se lie à la cellulose.	Gao <i>et al.</i> , 2003.
Pectate-lyase (enzyme pectolytique).		Hydrolyse de la liaison osidique (α -(1-4) <i>glycosidic bonds</i>) avec l'acide galacturonique lié à la pectate.	De Boer <i>et al.</i> , 2002.
Chorismate mutase.	Protection et suppression des défenses de l'hôte.	Altération de la balance des auxines formées par les méristèmes, formation des syncytiums et réduction des défenses de la plante par la réduction du niveau d'acide salicylique.	Bekal <i>et al.</i> , 2003. Haegeman <i>et al.</i> , 2011.
Peroxyredoxine		Détoxication des formes réactives à l'oxygène	Haegeman <i>et al.</i> , 2011.
Annexine ou lipocortine.	Cible les signaux chimiques de la plante.	Imite l'annexine produite par la plante : protection des cellules contre les stress.	Gao <i>et al.</i> , 2002b; Patel <i>et al.</i> , 2010.
Peptides CLE (CLV3). Un des trois gènes CLAVATA.		Imite les peptides CLV3 de la plante responsable du maintien des méristèmes – probablement lié à la formation du syncytium.	Wang <i>et al.</i> , 2006; Wang <i>et al.</i> , 2010
Lectine de type C.		Neutraliserait les ligands des récepteurs.	De Boer <i>et al.</i> , 2002; Lozano et Smant, 2011.
19C07		Modification des influx d'auxine dans le syncytium.	Lee <i>et al.</i> , 2011
Calréticuline		Fixe les signaux d'ions calcium.	Ithal <i>et al.</i> , 2007.
10A06 = RING-H2	Ubiquitination (système servant à supprimer les défenses de l'hôte)	Induction indirecte de gènes antioxydants dans le syncytium. 10A06 détraque également la voie principale de signalisation d'acide salicylique en interrompant le signal d'acide salicylique.	Sindhu <i>et al.</i> , 2009; Haegeman <i>et al.</i> , 2011.
SKP-1		Impliqué dans la transduction du signal.	Gao <i>et al.</i> , 2003.
Ubiquitine (<i>ubiquitin extension protein</i>).		Dégradation sélective des protéines.	Gao <i>et al.</i> , 2003.
Chitinase	Inconnue, mais probablement lié à l'éclosion.	Dégradation de la chitine contenue dans la coquille de l'œuf, infection des tissus de l'hôte et rôle possible dans le processus de mue.	Gao <i>et al.</i> , 2002b.
Protéines de type transthyrétine.	Inconnue	Régulation de la croissance.	Gao <i>et al.</i> , 2003.
Inhibiteurs de protéase.	Inconnue	Inconnues	Wang <i>et al.</i> , 2001.
Protéine de venin qui agit comme un allergène (<i>hg-vap-1</i> et <i>hg-vap-2</i>).	Inconnue, lié à la glande subventrale.	Premiers stades du parasitisme (durant la migration) ???	Gao <i>et al.</i> , 2001.

Traduit et adapté de Haegeman *et al.*, 2011.

ANNEXE 3

Antagonistes et sols suppressifs comme moyen de contrôle biologique

A.3 Antagonistes et sols suppressifs comme moyen de contrôle biologique

Lorsque les synergies entre le NKS et d'autres organismes sont négatives, puisque la somme des dommages causés par leur association est plus faible que celle attendue pour un seul des deux organismes ($1+1<2$), on dit que cette interaction est antagoniste (Back *et al.*, 2002). En général, cet effet est observé lorsqu'il existe un ou des groupes d'organismes qui ont le potentiel de contrôler les populations de NKS à travers la prédation, le parasitisme ou la compétition (Akhtar et Malik, 2000; Bao *et al.*, 2011; Dong et Zhang, 2006). Les principaux groupes taxonomiques qui régulent les NKS sont les champignons et les bactéries (tableau A.3.1) (Chen, 2004; Dong et Zhang, 2006; Tian et Riggs, 2000; Timper, 2011).

A.3.1 Principaux antagonistes des NKS selon le regroupement microbien.

Regroupement des antagonistes microbiens	Exemples de genres et d'espèces	Stade atteint	Mécanisme utilisé par les regroupements
Champignons piégeurs (<i>trapping fungi</i>)	<i>Monacrosporium drechsleri</i> ; <i>M. geophyropagum</i> et autres; <i>Monacrosporium spp.</i> ; <i>Arthrobotrys dactyloides</i> ; <i>A. oligospora</i> .	J2	Capture, colonise et consomme les J2 en utilisant d'organes adhésifs (hyphes), en produisant des stéphanocystes, en formant des anneaux constricteurs ou non.
Champignons endoparasites	<i>Hirsutella rhossiliensis</i> et <i>H. minnesotensis</i> .	J2	Utilisation de leurs spores pour infecter les nématodes. Peuvent enkyster les J2, former des conidies adhésives et produire des <i>gun cells</i> selon l'espèce.
Champignons associés aux femelles sédentaires et aux œufs	Plus de 245 espèces regroupées dans les genres : <i>Exiphiala</i> , <i>Fusarium</i> , <i>Gliocladium</i> , <i>Neocosmospora</i> , <i>Paecilomyces</i> , <i>Phoma</i> , <i>Pochonia</i> , <i>Stagonospora</i> . Les genres : <i>Aspergillus</i> , <i>Fusarium</i> , <i>Myrothecium</i> , <i>Penicillium</i> , <i>Pochonia</i> et <i>Trichoderma</i> produisent des antibiotiques. Les espèces <i>Fusarium solani</i> ; <i>Humicola fuscoatra</i> ; <i>Neocosmospora vasinfecta</i> ; <i>Paecilomyces lilacinus</i> ; <i>Stagonospora heteroderae</i> seraient toxiques. Les espèces <i>Chaetomium globosum</i> et <i>Fusarium equiseti</i> inhiberaient l'éclosion et la mobilité des NKS.	Œufs, femelles adultes, kystes	Création d'appressorium (par ex. <i>Paecilomyces spp.</i> et <i>Pochonia spp.</i>). Parasitisme.
Champignons produisant des toxines ou des antibiotiques (actinomycètes)	Les genres : <i>Aspergillus</i> , <i>Fusarium</i> , <i>Myrothecium</i> , <i>Penicillium</i> , <i>Pochonia</i> et <i>Trichoderma</i> produisent des antibiotiques. Les espèces <i>Fusarium solani</i> ; <i>Humicola fuscoatra</i> ; <i>Neocosmospora vasinfecta</i> ; <i>Paecilomyces lilacinus</i> ; <i>Stagonospora heteroderae</i> seraient toxiques. Les espèces <i>Chaetomium globosum</i> et <i>Fusarium equiseti</i> inhiberaient l'éclosion et la mobilité des NKS.	Œufs, J2	Substances toxiques présentes sous forme de gouttelettes tuant les NKS; antibiotiques causant des antibiotoses; substances qui favorisent ou limitent l'éclosion et autres composés qui limitent les mouvements des J2.
Mycorhizes vésiculo-arbusculaire	Ectomycorhizes et endomycorhizes. <i>Glomus spp.</i> est le genre le plus répandu dans le monde.	Œufs, J2, J3, J4, femelles adultes	Agissent de façon indirecte : compétition pour les ressources; modifient les exsudats; modifient la physiologie de la plante; colonisent les sites de nutrition des NKS; relâchent des nématotoxines ou des antibiotiques.
Bactéries et rhizobactéries	<i>Agrobacterium spp.</i> ; <i>Alcaligenes spp.</i> ; <i>Bacillus spp.</i> (↓ nb. de kystes); <i>Clostridium spp.</i> ; <i>Desulfovibrio spp.</i> ; <i>Hydrogenophaga pseudoflava</i> ; <i>Pasteuria spp.</i> ; <i>P. penetrans</i> ; <i>P. nishizawae</i> ; <i>Pseudomonas spp.</i> (↓ nb. De kystes); <i>Serratia spp.</i> ; <i>Variovorax paradoxus</i> ; <i>Streptomyces spp.</i> ; <i>S. violaceusniger</i> (↓ nb. De kystes) <i>Rizhobium spp.</i>	Œufs, J2	Interfère dans le processus de localisation de l'hôte (exsudats et autres signaux) (J2); produisent des métabolites ou enzymes aux propriétés nématocides, toxiques ou antibiotiques (œufs et J2); endoparasitisme (endospores, formation de mycelium); suppression des activités reproductrices.

Sources : Akhtar et Malik, 2000; Barron, 2004; Bao *et al.*, 2011; Chen, 2004; Chen, 2007; Dong et Zhang, 2006; Gortari et Hours, 2008; Meyers *et al.*, 2004; Noel *et al.*, 2010; Tian et Riggs, 2000; Timper, 2011.

On distingue deux types de sols suppressifs, car même s'ils ont un effet supprimeur général sur l'organisme, le second possède en plus un effet annihilant spécifique à une espèce particulière (Bao *et al.*, 2011; Chen, 2007; Westphal, 2005). Par exemple, au Japon et en Illinois, on a découvert que le genre *Pasteuria spp.* a un effet antagoniste et régulateur sur les populations de NKS (Bao *et al.*, 2011). Ainsi, la découverte de nombreux sols suppressifs à travers le monde a démontré leur potentiel dans l'élaboration de stratégies de contrôle biologique (Chen, 2004 et 2007; Tian et Riggs, 2000; Timper, 2011). Afin d'exploiter cette avenue, différentes pratiques agricoles ont été développées afin d'introduire des antagonistes dans l'habitat du nématode ou de manipuler celui-ci afin d'augmenter ou de conserver leur présence dans les sols (Akhtar et Malik, 2000; Timper, 2011). Malgré cela, beaucoup d'éléments biotiques (interactions complexes entre les organismes du sol, etc.) et abiotiques (saison, pratiques culturales, caractéristiques du sol, etc.) peuvent limiter les performances et l'exploitation des sols suppressifs (Akhtar et Malik, 2000; Dong et Zhang, 2006).

En outre, le développement commercial de produits biologiques est très complexe et coûteux puisqu'il peut reposer autant sur l'isolation d'un produit (toxine, antibiotique), d'une caractéristique (organe adhésif) que sur la réussite de la reproduction de l'espèce (Akhtar et Malik, 2000; Chen, 2004; Dong et Zheng, 2006; Timper, 2011). Ces embûches expliquent en partie le faible nombre de produits développés commercialement : sur la dizaine produits, deux sont aujourd'hui discontinués (Dong et Zhang, 2006; Timper, 2011). Également, il existe des contraintes économiques liées à l'utilisation de produits biologiques (coûts de transport, déchets organiques engendrés, efficacité, etc.) ou de pair avec d'autres modes de gestion (utilisation d'amendements, de plants résistants, etc.) de même que l'acceptabilité tant à l'échelle sociale qu'à celle du producteur (Akhtar et Malik, 2000). Bref, c'est un mode de gestion qui est à considérer, mais dont les possibilités sont toujours à l'étude.

ANNEXE 4

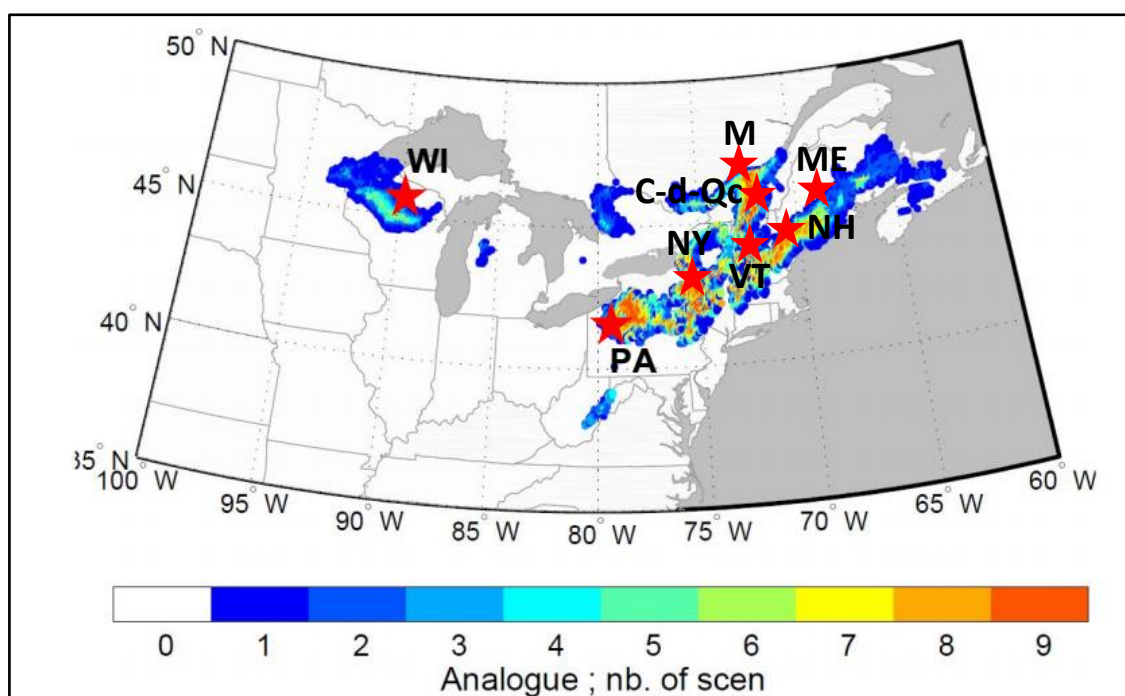
**Cartes de la répartition des scénarios climatiques dans les analogues
potentiels des régions productrices de soja au Québec**

A.4.1 Résultat des neuf simulations climatiques provenant du Modèle régional canadien du climat (MRCC 4.2.3) pour les régions administratives ciblées.

Paramètres météorologiques	Montréal	Capitale-Nationale	Lanaudière	Bas-Saint-Laurent	Centre-du-Québec	Saguenay-Lac-St-Jean
Températures estivales (Juin-juillet-août)	+ 2,3 °C à + 2,7 °C	+ 2,2 °C à + 2,5 °C	+ 2,1 °C à + 2,6 °C	+ 2,1 °C à + 2,5 °C	+ 2,3 °C à + 3 °C	+ 2,4 °C à + 2,6 °C
Cumul des précipitations estivales (juin-juillet-août)	- 4,3 % à 7,5 %	+ 1,8 à + 4,3 %	+ 0,1 à + 5,5 %	+ 3,9 à + 7,2 %	+ 3,7 % à + 12,9 %	+ 2 % à + 8 %
Cumul des précipitations printanières (mars-avril-mai)	+ 9,3 % à + 19 %	+ 6,6 à + 9,5 %	+ 11,9 à + 20,5 %	+ 5,4 à + 17,9 %	+ 7,3 % à + 21,4 %	+ 10 % à + 16 %
Longueur de la saison de croissance	+ 18,6 j à + 26,6 j	+ 21,8 à + 30,6 j	+ 22,3 j à + 27,9 j	+ 14,9 j à + 25,5 j	+ 15,9 j à + 23,5 j	+ 14 j à + 29 j

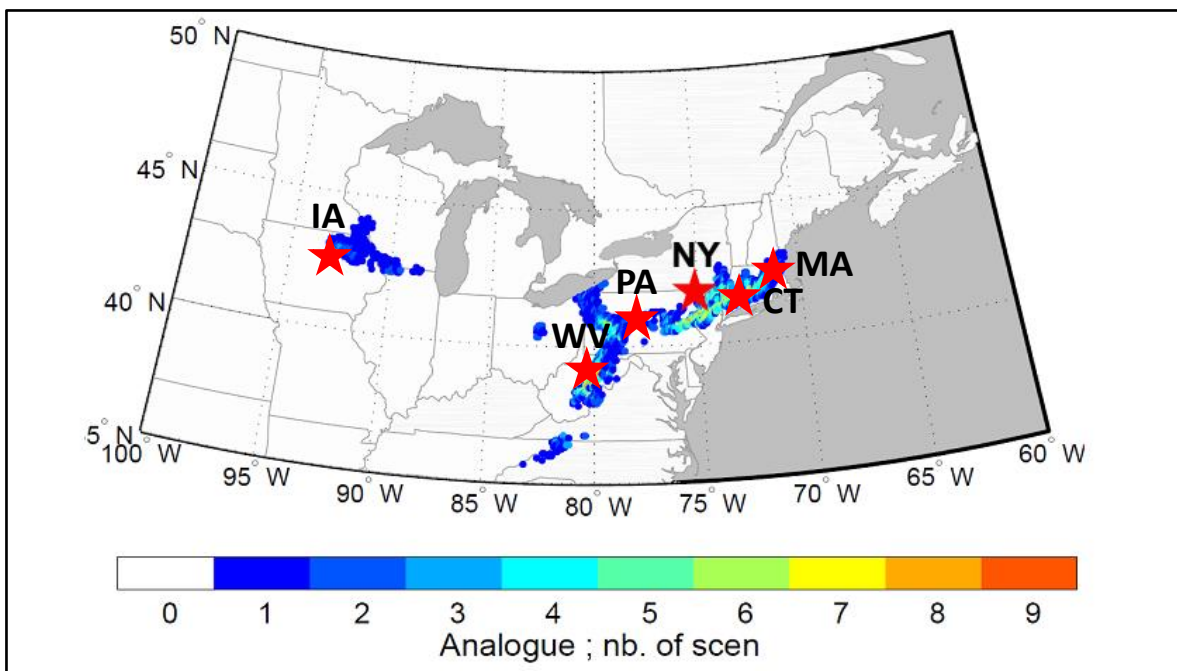
Adapté de Gagnon *et al.*, 2013, p.4.

Sources : Atlas Agroclimatique du Québec, 2012 et le RCSCC, 2013.



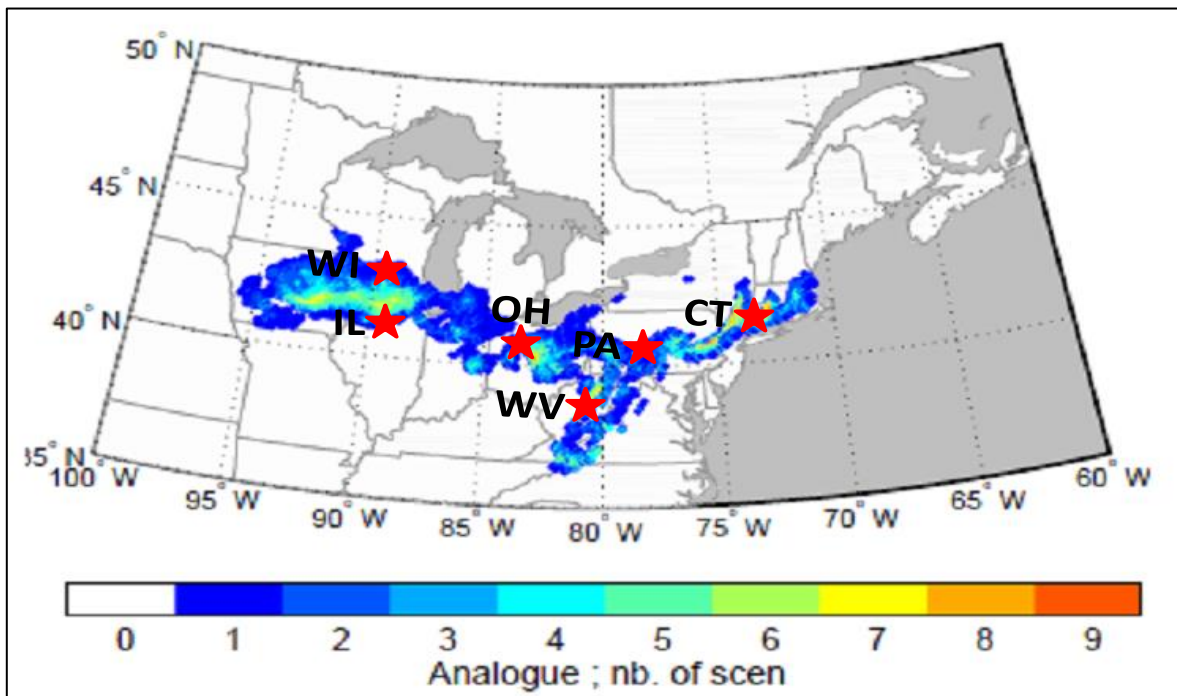
A.4.2 Carte des scénarios climatiques identifiant la zone comme analogue au climat futur (période 2014-2070) de la région du Bas-Saint-Laurent.

Adapté de Gagnon *et al.*, 2013, p.35.



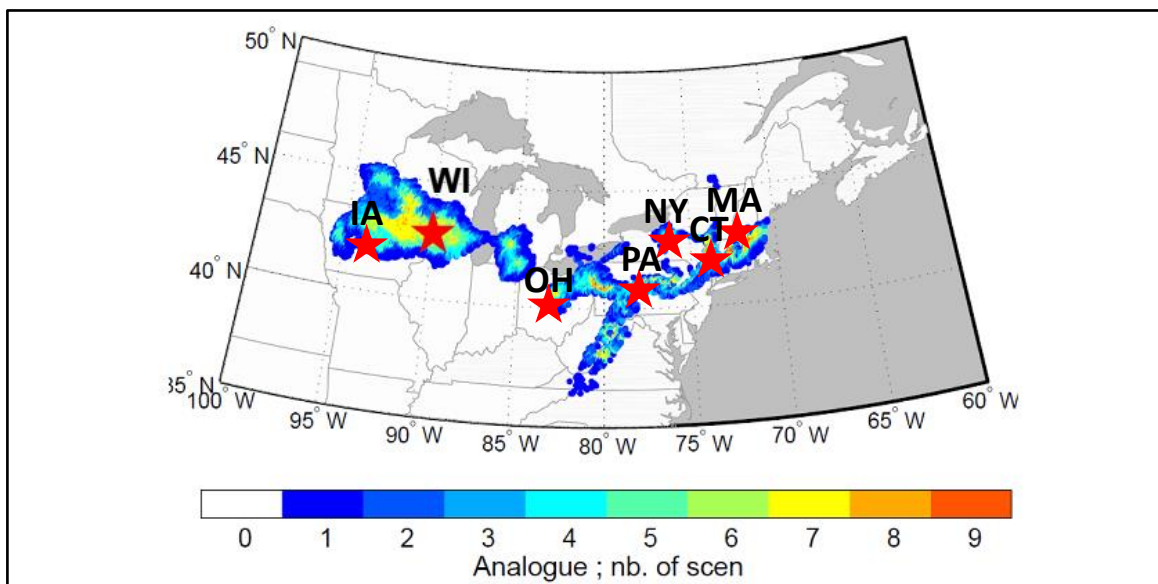
A.4.3 Carte des scénarios climatiques identifiant la zone comme analogue au climat futur (période 2014-2070) de la région de la Capitale-Nationale.

Adapté de Gagnon *et al.*, 2013, p.34.



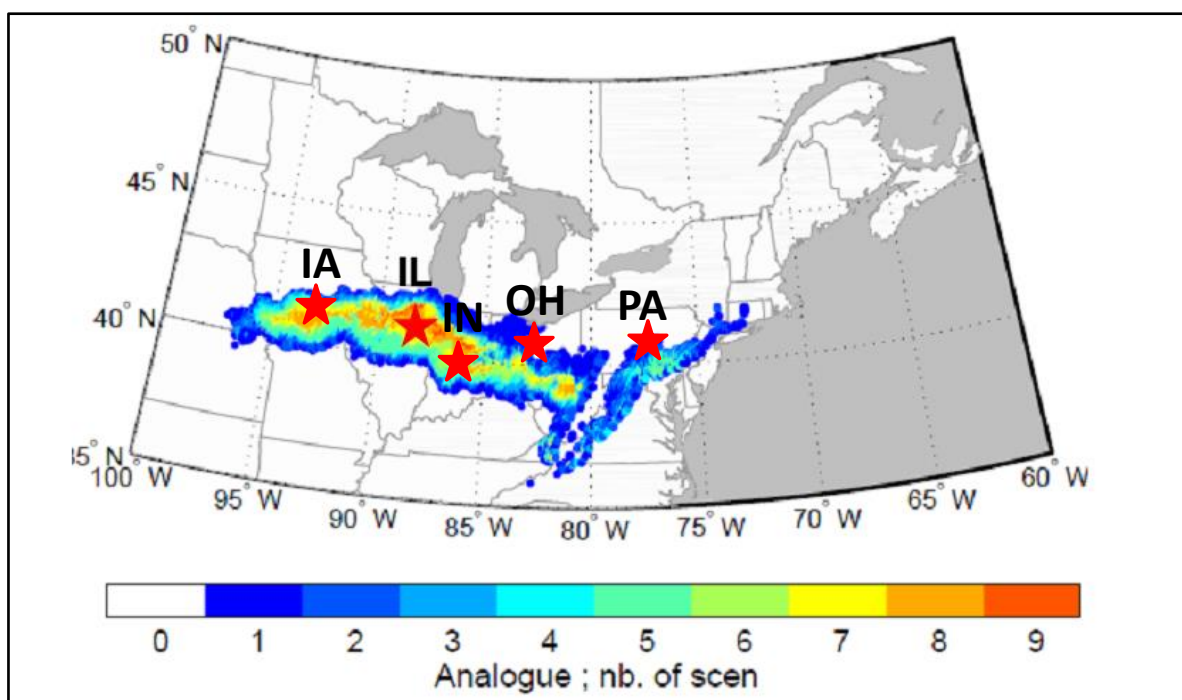
A.4.4 Carte des scénarios climatiques identifiant la zone comme analogue au climat futur (période 2014-2070) de la région du Centre-du-Québec.

Adapté de Gagnon *et al.*, 2013, p.136.



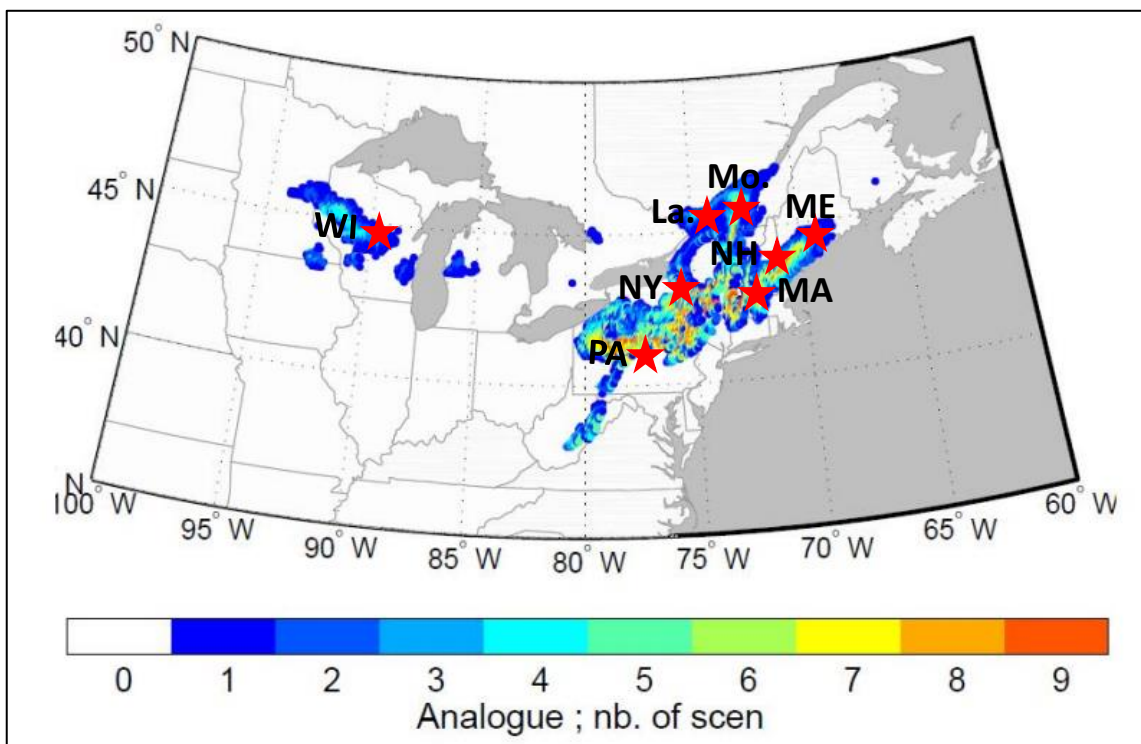
A.4.5 Carte des scénarios climatiques identifiant la zone comme analogue au climat futur (période 2014-2070) de la région de Lanaudière.

Adapté de Gagnon *et al.*, 2013, p.37.



A.4.6 Carte des scénarios climatiques identifiant la zone comme analogue au climat futur (période 2014-2070) de la région de la Montérégie.

Adapté de Gagnon *et al.*, 2013, p.33.



A.4.7 Carte des scénarios climatiques identifiant la zone comme analogue au climat futur (période 2014-2070) de la région du Saguenay-Lac-Saint-Jean.
Adapté de Gagnon *et al.*, 2013, p.135.

ANNEXE 5

Éléments constituant le modèle phénologique du soja

A.5 Éléments constituant le modèle phénologique du soja

Le modèle phénologique prend en compte deux fonctions : la réponse à la température $f(T)$ et la réponse à la photopériode $f(P)$. Les deux fonctions interviendront dans le modèle selon qu'elles influencent la phase associée ou non (A.5.1).

A.5.1 Modèle de développement du soja dans CIPRA incluant les fonctions et paramètres utilisés.

	Phase d'émergence	Phase foliaire	Phase de transition	Phase reproductive I	Phase reproductive II
Stades BBCH	0-9	10-22	14.75	51-79	79-89
Fonctions	$f(T)$	$f(T)$		$f(T), f(P)$	$f(T), f(P)$
Paramètres	T	T	stade BBCH	T, P	T, P

Source: Gervais, 2011.

D'ailleurs, le tableau présenté ci-dessous (A.5.2) fourni la liste des numéros d'équations associé à chaque phase utile au calcul du modèle, celle des paramètres et unités utilisé de même qu'une courte description de chacun des paramètres.

A.5.2 Le modèle du soja dans CIPRA : les fonctions, les paramètres ainsi que leur description pour chacun des stades de développement.

Stade	Équation	paramètres	unités	Description
Semis-Émergence	1	T_{max}	°C	Température maximale de la phase d'émergence
		T_{opt}	°C	Température optimale de la phase d'émergence
		T_{base}	°C	Température de base de la phase d'émergence
		T	°C	Température observée de l'air
Foliaire	2	r_E	jour ⁻¹	Taux de développement prédit pour la phase d'émergence
		R_{E_max}	jour ⁻¹	Taux de développement maximal pour la phase d'émergence
		$f_e(T)$		Fonction de réponse à la température pour la phase végétative
Reproductive I	3	r_F	jour ⁻¹	Taux de développement prédit pour la phase foliaire
		R_{F_max}	jour ⁻¹	Taux de développement maximal pour la phase foliaire
		$f_f(T)$		Fonction de réponse à la température pour la phase végétative
Reproductive II	4	r_{R1}	jour ⁻¹	Taux de développement prédit pour la phase reproductive 1
		R_{R1_max}	jour ⁻¹	Taux de développement maximal pour la phase reproductive 1
		$F_{r1}(T)$		Fonction de réponse à la température pour la phase reproductive
		$F_{r1}(P)$		Fonction de réponse à la photopériode pour la phase reproductive
Reproductive II	5	P_S	heures	Photopériode seuil
		P	heures	Photopériode observée
		A		constante (A=0.1280)
		B		constante (B=2.2226)
Reproductive II	5b	MG		
				Groupe de maturité des cultivars de soja utilisés
Reproductive II	6	r_{R2}	jour ⁻¹	Taux de développement prédit pour la phase reproductive 2
		R_{R2_max}	jour ⁻¹	Taux de développement maximal pour la phase reproductive 2
		$F_{r2}(T)$		Fonction de réponse à la température pour la phase reproductive
		$F_{r2}(P)$		Fonction de réponse à la photopériode pour la phase reproductive

Source : Gervais, 2011.

Il est nécessaire de spécifier que chaque la fonction de température est la même pour toutes les phases :

$$f(T) = \left(\frac{T_{\max} - T}{T_{\max} - T_{V_opt}} \right) \cdot \left(\frac{T - T_{base}}{T_{opt} - T_{base}} \right)^{\frac{T_{opt} - T_{base}}{T_{\max} - T_{opt}}} \quad (\text{Éq.A.5.1})$$

et cette fonction utilise toujours les mêmes paramètres [T_{V_base} (température de base), T_{V_opt} (température optimale) et T_{V_max} (température maximale)] dont les températures cardinales varieront selon la phase (A.5.3).

A.5.3 Liste des équations et valeurs des paramètres utilisés pour le calcul de chacune des phases.

Phase	Équations	Paramètres et valeurs
Semis à émergence (stades BBCH 0 à 9)	(Éq.2) $r_E = R_{E_max} \cdot f_E(T)$	$T_{V_base} = 5^{\circ}\text{C}$ $T_{V_opt} = 31,5^{\circ}\text{C}$ $T_{V_max} = 45^{\circ}\text{C}$
Foliaire (stades BBCH 10 à 22)	(Éq.3) $r_F = R_{F_max} \cdot f_f(T)$	$T_{V_base} = 0^{\circ}\text{C}$ $T_{V_opt} = 30,8^{\circ}\text{C}$ $T_{V_max} = 41,8^{\circ}\text{C}$
Reproductive I (stades BBCH 51-79)	(Éq.4) $r_R = R_{R_max} \cdot f_{r1}(T) \cdot f_{r1}(P)$	$T_{V_base} = 3,6^{\circ}\text{C}$
	(Éq.5a) $f(P) = 1 - [1 - \exp(-(A(P - P_s))^B)]$ $f(P) = 1$ si $P < P_s$	$T_{V_opt} = 25^{\circ}\text{C}$ $T_{V_max} = 40^{\circ}\text{C}$
	(Éq.5b) $P_s = -0.0479MG^2 - 0.5302MG + 11.828$	$P_s = 11,27 \text{ h}$
Reproductive II (stades BBCH 79-89)	(Éq.6) $r_{TII} = R_{TII_max} \cdot f_{r2}(T) \cdot f_{r2}(P)$	$P_{critique} = 8 \text{ h}$

Inspiré de Gervais, 2011.

Pour le calcul de la fonction de la photopériode pour la phase reproductrice I, il fallait d'abord calculer la photopériode seuil (Éq.5b) qui implique l'utilisation du MG (0 à VIII) en chiffres arabes (0 à 8). Par exemple, dans ce cas-ci, comme le $MG = 1$, le $P_s = 11,27$ heures (A.5.3). Les constantes A et B étant respectivement de 0,1280 et de 2,2226 (A.5.2). Pour le calcul de la fonction de la photopériode pour la phase reproductrice II, le $P_{critique} = 8$ heures (Éq.6) (A.5.3).